السيتولوچيا والوراثة السيتولوجية

(علـــم الخليـــة)

تأليف

كارل ب. سوانسون

ترجمة ومراجعة

الدكتور محمد عزيز فكرى و الدكتور عبد الحليم الطوبجى

تقديم

الدكتور حسين سعيد

الناشر
مكتبة الخانجي بمصر

السيتولوجيا
والوراثة السيتولوجية
(علم الخلية)

تأليف

كارل ب. سوانسون

ترجمة ومراجعة

الدكتور محمد عزيز فكري و الدكتور عبد الحليم الطوبجي

تقديم

الدكتور حسين سعيد

الناشر

مكتبة الخانجي بمصر

المشتركون فى هذا الكتاب

المؤلف

كارل ب. سوانسون : أستاذ علم الأحياء بجامعة هوبكنز . قام بالبحث والتدريس فى مجالات السيتولوجيا والوراثة السيتولوجية والأحياء المشعة .

المترجمان والمراجعان

الدكتور محمد عزيز فكرى : أستاذ الوراثة وعميد كلية علوم جامعة الاسكندرية سابقا . حصل على بكالوريوس العلوم من جامعة لندن سنة ١٩٢٧ وبكالوريوس علوم من جامعة كمبردج سنة ١٩٢٧ ودكتوراه فى الفلسفة من جامعة لندن سنة ١٩٢٩ . له عدة أبحاث منشورة فى علم الوراثة وتربية النباتات ، وله عدة مؤلفات أحدثها كتاب باللغة العربية فى الفيروس .

عضو الأكاديمية المصرية للعلوم ، وعضو اللجنة الملكية للميكروسكوب بلندن .

الدكتور عبد الحليم الطوبجى : أستاذ الوراثة بكلية الزراعة جامعة القاهرة .

صاحب التقديم

الدكتور حسين سعيد : وزير التعليم العالى .

محتويات الكتاب

صفحة

صفحة

الباب الثالث

الباب الرابع

صفحة

البـاب الخـامس

صفحة

البــاب الســادس

البــاب الســابع

صفحة

الباب الثامن

الباب التاسع

صفحة

البــاب العــاشر

صفحة

الباب الحادى عشر

الباب الثانى عشر

صفحة

صفحة

البـــاب الســـابع عشر

البـــاب الثـــامن عشر

لمــــاذا هــــذا الـكتـاب

اتجهت الدولة حديثا لتعريب الدراسة فى الكليات غير النظرية التى درجت على تدريس مقرراتها واستخدام المراجع اللازمة لهذه الدراسة باللغة الأجنبية. كما اتجهت الى الافادة الى أقصى حد من الامكانيات المتاحة لنقل خير المراجع الأجنبية الى اللغة العربية بوساطة الكفايات العربية المتخصصة فى الترجمة والمراجعة .

ولقد اختارت الجهات العلمية والتعليمية والثقافية الكثير من الكتب لترجمتها فى مختلف فروع العلوم كالكيمياء . والفيزيقا . والجيولوجيا والرياضيات . والآلات والكهرباء . والمعادن والمحركات والنبات . والزراعة والأحياء والحشرات والطب والاجتماع والتاريخ والتربية . والتوجيه المهنى . والفنون . والمسرحيات . والاقتصاد المنزلى . والتصوير الخ .

واختيار الكتاب الذى بين أيدينا «السيتولوجيا والوراثة السيتولوجية» جاء وليد الدراسات المتصلة بين الهيئات العلمية فى الجمهورية العربية المتحدة والهيئات العلمية التى نبت بينها الكتاب ؛ وهو من الكتب التى طلبها المجلس الأعلى للعلوم (سابقا) باعتباره مرجعا هاما يفيد منه طلبة كليات العلوم والزراعة والطب والصيدلة والمعاهد الزراعية العليا وكليات المعلمين والمدارس الزراعية وقد اختير لترجمته ومراجعته الدكتور محمد عزيز فكرى أستاذ الوراثة وعميد كلية العلوم جامعة الاسكندرية سابقا ؛ والدكتور عبد الحليم الطوبجى أستاذ الوراثة بكلية الزراعة جامعة القاهرة لما لهما من خبرة ودراية بهذا الموضوع .

ويشمل الكتاب مقدمة للنواحى التاريخية لدراسة التركيب النباتى للخلية وانقسامها والاتحاد الجاميطى والنظرية الكروموسومية للوراثة كما

يضم عرضا مختصرا للقواعد المندلية ، ويبين بالتفصيل التركيب النبـاتى للكروموسومات وسلوكها مع اعطاء العناية للدراسات التجريبية التى أجريت فى العقد الأخير من هذا القرن • وهذا الكتاب سيكون ذا فائدة خاصة لأولئك الذين يعملون فى المجالات المباشرة للسيتولوجيا وللوراثة والتطور وكذلك للذين يعملون فى ميادين فسيولوجيا الخلية والأجنة والتقسيم والبحوث الطبية وتربية النبات والحيوان •

وليس ثمة جدال فى أن أبناءنا الطلاب سوف يفيدون من هذا المرجع الوافى بعد أن تم نقله الى العربية خدمة للدارسين والقراء بوجه عام •

تقديم

بقلم
الدكتور حسين سعيد
وزير التعليم العالى

يهدف علم الخلية ـ أو السيتولوجيا ـ نحو استجلاء ماتطويه الوحدات الخلوية للأحياء من شتى المكنونات ، التى تتحكم فى صفاتها وفى سائر ماتتسم به من مميزات • فمما لا ريب فيه أن كل مايدب على الأرض من حيوان أو يستوطنها من نبات لا ينتج عند التزاوج الا مايشبهه من أفراد ••• فهناك آلية وراثية كنا فى الماضى نتلمس آثارها ولا نتبين مسارها ، ونتطلع الى نتائجها ونعجز عن تعليلها • ولم تكن آلية الوراثة هى وحدها التى عجز الانسان عن تبيانها ، بل كانت الحياة تزخر منذ أمد بعيد بغيرها من آليات لايمكن تفهمها أو اماطة اللثام عن أسرارها ، ثم تفتحت أذهان الناس بتطور الزمان وتقدمت العلوم نتيجة لانفتاحها ، وأصبحت الآليات التى كان يعتقد فيما مضى أنها عسيرة الحلول تتكشف فى سهولة عن أسرارها بفضل تقدم العلوم وازدهارها ••• ولم يصل علم الخلية الى ماوصل اليه حاليا من رقى واكتمال الا بفضل خطوات تدريجية وفتوحات حاسمة قام بها زمرة من العلماء على مر الأعوام ، حتى أصبحنا الآن ، بفضل مابذلوا من مجهودات ، نتحكم فى صفات الكائنات ، فننتج بالتهجين وبالانتخاب أبقارا تكتنز بلحومها وتفيض بألبانها ، ونورث النباتات ماشاء لنا هوانا من صفات لنجعلها أصلب عودا وأشد بنيانا وأغزر انتاجا وأكثر مقاومة للأمراض ••• واستغلال مقومات علم الخلية ، للتحكم فى الصفات الوراثية للكائنات ، يعرف بالوراثة السيتولوجية • والهدف من هذا الكتاب ـ كما يستدل من العنوان ـ هو السيتولوجيا والوراثة السيتولوجية •

ويتناول هذا الكتاب تطور علم الخلية ـ أو السيتولوجيا ـ منذ القرن السابع عشر حين شاهد « روبرت هوك » ، خلايا الفلين ووصفها بأنها « أوعية

خالية » ، حين لم يكن هناك أحد حينذاك على بينة بالتركيب الخلوى للكائنات الحية . الى ماأبرزه حاليا المجهر الالكترونى وغيره من أحدث الاستكشافات عما تطويه الخلية من نواة ، وما تحتويه النواة من خيوط هى الكروموسومات (أو الصبغيات) ، وما تحمله تلك الكروموسومات من جينات هى المحددة لسائر مايظهره الكائن الحى من مميزات ، بل أصبح من اليسير بوساطة الخرائط الكروموسومية تعيين المواضع الجينية لكل صفة فردية مما تتسم به شتى الكائنات من صفات ... وقد مضى على الانسان حين طويل من الدهر كان على بينة من أمر نواة الخلية ومكنوناتها الكروموسومية والجينية ، ولكن لم تسعفه مداركه لايجاد العلاقة بين تلك المكنونات النووية وبين ماتتسم به الكائنات من شتى الصفات والمميزات ، فكان اكتشاف هذه العلاقة بمثابة القبس الذى أنار الطريق أمام العلماء لاستغلال ماتمخض عنه علم الخلية من نتائج لتوجيه وراثية الكائنات لما فيه منفعة الانسان ورفاهيته !

وقد أظهر الكتاب فى وضوح مامر به علم الخلية من مراحل تطورية من مرحلة وصفية ظلت حتى القرن التاسع عشر تتركز حول استجلاء مابداخل نواة الخلية من مكنونات ، وكيفية سلوكها أثناء الانقسام والاخصاب وتكوين الأجنة فى بعض كائنات . أما المرحلة التجريبية فلم تبدأ الا بعد اكتشاف مندل لتوارث الصفات فى النباتات وما تبع ذلك من جهود لايجاد العلاقة بين آلية التوارث وماتحتويه النواة من مكنونات ، وقام مورجان ومساعدوه فى بداية القرن العشرين ــ بما أجروه من تجارب على ذباب الفاكهة(الدروسوفيلا) ــ على ابراز العلاقة الوثيقة بين الكروموسومات والوراثة ، كما أضاف «شريدر» بتجاربه على نبات الذرة سيلا من المعلومات أنارت الطريق لتفهم كنه الكروموسومات وماتقوم به من دور هام فى توارث الصفات ، وتقدمت الوراثة السيتولوجية بتقدم الوسائل التكنولوجية الحديثة التى أماطت اللثام عن طبيعة الجين وطريقته فى التكاثر الذاتى ودوره فى تقرير الصفات ، وكان استحداث الطفرة الجينية بالطرق الاشعاعية وبالمركبات الكيميائية ذريعة للتحكم فى صفات الكائنات .

ويشتمل الكتاب على وصف عام للخلية من حيث اشتمالها وتراكيبها فى شتى الكائنات ، ومن حيث منشأ وتركيب مايحيط بها من جدار وماتحتويه من سيتوبلازم ونواة وبلاستيدات ومواد جولجى وميتوكوندرات وفجوات وسنتروسومات ، كما اشتمل على وصف تفصيلى للانقسام الخلوى والاندماج بين الأمشاج ، ومايمر به الانقسام الفتيلى (الميتوزى) من أدوار ، وماينم عنه

هذا الانقسام من معنى وأهداف . وأما الانقسام الاختزالى (الميوزى) فقد تناوله المؤلف بالدراسة الوافية لأنه يعمل على انتصاف عدد الكروموسومات عند تكوين الأمشاج ، وتلك الأمشاج هى التى تتحكم باندماجها لتكوين اللاقحات فيما تحمله الأفراد المنبثقة من تلك اللاقحات من صفات ··· بل ولم يتبين المعنى البعيد والأهمية الكاملة للدور الأساسى الذى تقوم به الكروموسومات فى توارث الصفات قبل ادراك التشابه بين انتقال الصفات الوراثية وسلوك الكروموسومات أثناء هذا الانقسام · وقد اهتم علماء السيتولوجيا حديثا بامكانية السيتوبلازم كمنطقة خلوية متحكمة وراثيا ، وأدخلت مصطلحات جديدة مثل الجينات البلازمية والجينات السيتوبلازمية ·

وقد أسهمت العلوم الفيزيائية والكيميائية بنصيب كبير فى اماطة اللثام عن التراكيب البنائية والكيميائية للكروموسومات ، مما يدل على مدى التعاون الوثيق بين علم الخلية وغيره من العلوم للكشف عن أسرار الآلية الوراثية ، اذ استطاعت العلوم الفيزيائية تهيئة الوسائل البصرية من مجاهر الكترونية ومتباينة الأطوار الضوئية والمطيافات المجهرية ، كما استحدثت الطرق التشعيعية ، وابتكرت العلوم الكيميائية التفاعلات الصبغية المختلفة الدرجات والنوعية والطرق الفوتومترية والهضم الانزيمى والتحاليل الكيماوية . فدرست نتيجة لذلك بالتفصيل المميزات الشكلية للكروموسومات وعددها وأطوالها وطرق انتظامها ومدى التشابه بين المتماثلة منها ، وأزيح الستار عن مكوناتها الطولية من « الكروموتيمات » ، أو الأجزاء الكروموسومية الحاملة للجينات ، بل وأمكن تبين مايحيط بهذه الكروموتيمات من مادة مغلفة تكون غير ملونة عادة ، كما هيأت تلك الوسائل الفرصة لاستجلاء مايعترى الكروموسومات من تغيرات تركيبية كالاقتضاب والتضاعف والانقلاب والانتقال والانفصام ، وما تقوم به من تحركات وما يحدث فيها من عبور وتكوين الكيازمات ، وأبانت الوسائل الكيميائية أن الكروموسومات تتكون رئيسيا من حامض الديزوريبونيوكلييك والريبونيوكلييك وبروتينات قاعدية وأخرى حامضية ··· كما عرفت كيميائية النويات وماتتضمنه الكروموسومات من مكونات ··· ووجد كذلك أنه يمكن باستخدام مركبات كيميائية استحداث تأثيرات وراثية سيتولوجية مماثلة لما تحدثه الاشعاعات ··· واستغلت العلوم الفيزيائية لاستحداث أنواع من الشذوذ الكروموسومى ، وذلك اما بوساطة اشعاعات مؤينة كأشعة الفا وبيتا وجاما وأشعة اكس والبروتونات والنيوترونات ، واما بأشعة غير مؤينة كالأشعة فوق البنفسجية ، مما أزاح الستار عن التأثيرات العامة لهذه الاشعاعات على الخلايا وماتحدثه فيها من

تغيرات لا سيما فيما يختص بالكروموسومات ، وآلية تأثير هذه الاشعاعات ، وأثرها فى استحداث الطفرات ٠

ووصل تطور علم الخلية والوراثة السيتولوجية الى مرحلة حاسمة منذ بدء العقد الخامس من القرن العشرين ، حيث تهيأت جميع الامكانيات للتكنولوجية المتقدمة وتفتحت الأذهان لتعريف الجينات ، واستغلال العبور والارتباط والطفرات لتبين مواضع الجينات وأحجامها وحدودها ومدى ثبوتها ، وأصبح من المسلم به بوجه عام بين غالبية الباحثين فى الوراثة أن الطفرات الموقعية هى أحد مسببات التغيرات الوراثية التى مردها تغير داخلى فى الجزيئات الجينية ، وتداخلت عند هذه المرحلة قوى الاستنتاج بجانب الوسائل الفيزيائية والكيميائية لتعزيز تفسير الآلية الوراثية ، فليس هناك مثلا وسيلة فيزيائية أو كيميائية يمكن استغلالها حاليا لتبين التغيرات الداخلية فى الجينات ، الا أن الاستدلال على وقوع الطفرات الموقعية ـ نتيجة لتغيرات جينية داخلية ينبع من قابليتها للارتداد ٠٠٠ وازدادت معرفتنا بالجينات باتساع أفق تفكيرنا وقوة استنتاجنا لمعنوية التأثيرات الاشعاعية ودلالة العبور والارتباط ، ووضح أن المظهر المتحكم فيه وراثيا لا يعتمد فقط على الجين وحده ، بل كذلك على طبيعة مايجاوره من كروماتين وجينات ٠

وعلم السيتولوجيا ، مثله كمثل غيره من العلوم ، نشأ هزيلا يتعثر فى خطواته ويتخبط فى عثراته ، ثم استوى قائما قويا بعد أن تقدمت أساليبه واستوت مقوماته ، وبعد أن كانت مكنونات نواة الكائنات الراقية هى محور الدراسات السيتولوجية امتدت أهدافها الى مادونها من أبسط الكائنات ، من فطريات وبكتيريا وفيروسات ، فأماطت اللثام عن تركيب أنوية الفطريات والبكتيريا وآليات توارثها ، وثبت أن هذه الكائنات الدقيقة تعد بمثابة أدوات تجريبية سيتولوجية أجزل نفعا من خلايا الكائنات الراقية فى تحليل المسارات الأيضية الناتجة عن تحكم ما فى كروموسوماتها من جينات ٠٠٠ وأمكن استغلال التحكم الجينى فى النشاط الانزيمى لهذه الكائنات استغلالا تطبيقيا ، وذلك بايجاد سلالات مطفرة منها لانتاج مواد أيضية ذات صبغة صناعية أو لتوجيه مسارها الأيضى لما فيه مصلحة ورفاهية الانسان ٠ وبسبب أن البكتيريا والفيروسات تكون أكثر طواعية من الكائنات الراقية للاستجابات الفيزيائية والكيميائية ، فان الدراسات التى أجريت عليها أماطت اللثام عن الأساس الكيميائى للوراثة والتطور ، من حيث طبيعة مايقوم به من عمليات التخليق البيولوجية وبطبيعة تحكم الجين وبعمله وبمعدلات استحداث الطفرات واتجاهاتها وبتكوين الاتحادات الجديدة للجينات.

وان ماذكرت هو عرض عام لبعض محتويات هذا الكتاب ، وفيما توخاه من ابراز أساسيات علم السيتولوجيا وبيان العلاقة بينه وبين فسيولوجية ووراثة وتطور الكائنات ، ويمكن أن نستشف خلال صفحات الكتاب مابذله المؤلف من محاولة ضمنية لاظهـار فلسفة علم السيتولوجيا كأحد العلـوم الوصفية والتجريبية ذات الصلة المباشرة باقتصاديات الانسان ، ونحن أحوج مانكون فى نهضتنا الحاليـة الى الاستفادة من الأسس السيتولوجية للوراثة لتطبيقها فى مجـال تربية النبات والحيـوان ، للتوسع الرأسى فى انتاجنا الحيوانى والنباتى عن طريق استنباط أفضل السلالات ٠

مقـــدمة الكتـاب

يجمع هذا الكتاب على نحو متكامل الاكتشافات الخاصة بمورفولوجيا وسلوك وفسيولوجيا الخلية وكيميائها الحيوية التى جمعت تحت المصطلح العام « سيتولوجيا » ثم يبحث بعد ذلك عن علاقتها بالوراثة والتطور ٠٠ وللوصول الى ذلك يمكن سلوك عدد من السبل ولا يحتمل أن يتفق مؤلفان تماما على ترتيب العرض أو على الموضوعات التى يجب ابرازها أو الأمثلة التى تستخدم للتوضيح ٠ الا أن الأمل معقود فى أن تعكس محتويات هذا الكتاب أكثر من مجرد نزعات المؤلف وموضوعات اهتمامه وأن تنقل هذه الاحاطة الى القارىء الاكتشافات المثيرة والحافزة التى برزت الى النور فى السنين الأخيرة ، وبالأخص على المستوى التجريبى ٠

وفى العادة ينظر الى باحث السيتولوجيا على أنه باحث وصفى فى المورفولوجيا ولاتزال هذه النظرة صحيحة ٠ ولكن مع توالى الكشف عن نواحى التركيب البنائى والوظائف الخلوية التى تقع داخل أو خارج حدود المجهر عن طريق ابتداع طرق فنية أو أجهزة جديدة أخذ يزداد الوضوح بأن التنظيم الموضعى للخلية وأجزائها حتى على المستوى الجزيئى ليس عشوائيا بتاتا ، حيث ان الوظيفة المنتظمة تتطلب التنظيم المرتب ٠ وتتوافر هذه الظروف بالرغم من أن الخلية الحية منظمة ديناميكية مرنة وليست منظمة جامدة ثابتة وعلى هذا المستوى الجزيئى تصبح السيتولوجيا وفسيولوجيا الخلية غير مميزتين عمليا ٠ ولا نستطيع حتى الآن أن ندعى على وجه مؤكد أنه يمكننا اختزال أية مشكلة بيولوجية الى الأبعاد والنشاط الجزئيين ٠ ولكن الخطوات التقدمية السريعة بل الثورية قد وضعتنا على مدخل علم حديث للبيولوجيا حيث يمكن تصوير بناء ووظائف الخلية فى الأيض والوراثة والتطور على نحو كيميائى ٠

وقد كانت علاقة باحث السيتولوجيا بباحث الوراثة أوثق وأطول منها بباحثى الكيمياء وفسيولوجيا الخلية ٠ والى جانب أن الخلية هى الوحدة الحيوية للتنظيم البيولوجى ، فهى أيضا الجسر المادى بين الأجيال ٠ ويعين

التركيب البنائي للخلية وسلوكها وعلى وجه خاص للنواة وللكروموسومات دون غيرها ، طوابع الوراثة • ويهيىء فهمها وتقييمها فى صورتيها العادية والشاذة مكملا ماديا للدراسات على المستوى الكيميائى • ولذلك فان عنايتنا ستكون مركزة على الكروموسوم والأجزاء المكونة له (الجينات) وتكون المشكلة المعروضة هى : كيف أن المواد الكيميائية التى تؤلف النسيج الكروموسومى تكاثر نفسها مرة فى جيل خلوى فى حدود ضيقة جدا من الخطأ ، يمكنها أن تقود أوجه النشاط الضرورية للخلية وتحكم انتقال العوامل الوراثية وتهيىء التباين الذى تعمل عليه قوى التطور ؟ ولا نستطيع للآن بحث هذا الموضوع على نحو كيميائى فقط كما أنه لا يمكن بحث الكروموسومات وحدها بعيدا عن بيئتها الخلوية • ولذلك فلابد من أن نقنع أنفسنا بفحص كل ما يتوافر لدينا من بيانات سواء كانت مادية أو كيميائية •

وهناك حاجة ملحة لوجود كتاب يسأل عما تم عمله وعما لم يتم ويؤكد الاتجاهات التى تؤدى اليها البحوث الحالية والمستقبلة • ولصياغة الموضوع بطريقة مختلفة نوجه الى أنفسنا الأسئلة التالية « ما هو الكروموسوم ؟ » «وماعمله ؟» «ولماذا يقوم بما يعمل ؟ » وبالطبع مع تذكرنا دائما أن هذه الأحداث وأوجه النشاط تجرى باستمرار داخل بيئة خلوية منظمة • وللاجابة عنهذه الأسئلة يلزم ألا نبحث النواحى الوراثية والوراثة السيتولوجية للكائنات الراقية فقط ، ولكن يجب أن نبحث أيضا هذه النواحى فى الكائنات الدقيقة والفيروسات بالرغم من أن تنظيم موادها الوراثية وحالتها مازالت غامضة • وسيلاحظ القارىء أن قليلا من الاجابات المحددة يمكن اعطاؤها ، ولكننا نعتقد أن هذه المناقشات ستكون ذات فائدة لأولئك الذين يعملون فى المجالات المباشرة للسيتولوجيا والوراثة والتطور وكذلك للذين يعملون فى ميادين فسيولوجيا الخلية والأجنة والتقسيم والبحوث الطبية وتربية النبات والحيوان •

وتقع المحتويات ، طبيعيا فى ثلاثة أجزاء • ويهيىء الجزء الأول ،الذى يشمل الأربعة الأبواب الأولى ؛ مقدمة للنواحى التاريخية ولدراسة التركيب البنائى للخلية وانقسامها والاتحاد الجاميطى والنظرية الكروموسوميةللوراثة ويشمل أيضا عرضا مختصرا للقواعد المندلية • ويبحث الجزء الثانى ويشمل الأبواب من ٥ ــ ١٢ ، بالتفصيل التركيب البنائى للكروموسومات وسلوكها مع اعطاء العناية للدراسات التجريبية التى أجريت فى العقد الأخير من السنين والتى كانت ذات أثر أعظم فى ارساء أساس مادى وكيميائى سليم للفهم والتفسير • ويتناول الجزء الثالث ، ويشمل الأبواب من ١٣ ــ ١٧ ، تطور

الأنظمة السيتولوجية • وستتيح المراجع العديدة للقارىء أن يتابع أيا من الموضوعات التى بحثت وذلك الى أى عمق أو اتساع مرغوب •

وانه لمن دواعى سرورى عند تقديم هذا الكتاب أن أسجل العرفان بالمساعدات القيمة اثناء تحضيره • فقد قرأ الأستاذ م • م رودز النسخة الخطية بكاملها وكان مصدرا دائما للتشجيع والمساعدة • على أن أى أخطاء أو تفسير خاطىء لحقيقة أو نظرية هى مسئوليتى وحدى • وقد خففت الأعباء الملقاة على عاتقى الى حد كبير المساعدات الفوتوغرافية من السيد شارلز وبر والأعمال الكتابية التى قامت بها الآنسة سالى همرى والآنسة جوزفين شايرز •

كما كان الكثيرون غاية فى الكرم بسماحهم لى بالانتفاع بأشكالهم غير المنشورة أو المسجلة ، فالى جميع هؤلاء الأفراد والى دور النشر التى نوه عنها عظيم شكرى حقا •

وانى لأتهم بالاهمال اذا أنا لم أعلن مديونيتى لعائلتى المباشرة وجامعتى وزملائى وطلبتى فقد كان تشجيعهم وتعضيدهم اياى من ألزم الضروريات ، وكانوا فى جميع الأوقات السند والعون •

كارل ب • سوانسون

الباب الأول

مقدمة

نستطيع أن نشبه أى علم بالنهر ، له بدايته المتواضعة التى يكتنفها الغموض ، وله سهوله المنبسطة يتهادى خلالها فى بطء ، وله مساقطه التى ينحدر منها في سرعة ٠ وكما تمر به أوقات ضحل ، فان له فترات امتلاء وفيض غزيرين ؛فهو يزداد تدفقا بما ينطلق فيه من بحوث العلماء وينساب اليه من روافد جديدة للفكر ، فيزداد غورا ويتسع ميدانا بما يزخر به من الآراء والتعميمات التى تنشأ وتضاف اليه تدريجا ٠ وقد تغترف منه أثناء سيره قدما أنظمة أخرى من العلوم ، فتغمر مياهه نواحى شاسعة من التجارب والتطبيق العمليين وينتهى به المطاف فيصبح غير مقيد بمجرى ضيق محدود بل تنبسط مادته لتصبح جزءا من كيان فكرى أوسع مدى وأعم شمولا كعلم الأحياء أو البيولوجيا الذى نحن بصدده الآن ٠

ويعتبر عام ١٦٦٥ بداية للسيتولوجيا أو علم دراسة الخلية ، وهو العام الذى شاهد فيه الانجليزى روبرت هوك لأول مرة ؛ خلايا الفلين ووصفها بأنها « أوعية خالية » ٠ ثم تبع ذلك سلسلة طويلة من الدراسات التى تشير الى اعتبار الخلية وحدة للتنظيم البيولوجى ٠ وهو رأى تبلور فى باكورة القرن التاسع عشر على هيئة « نظرية الخلية » ٠ وبمجرد اعلان فيرتشو عام ١٨٥٨ ، أن الخلايا لا تنشأ الا من خلايا سابقة (نظرية تسلسل الخلايا) ، اتخذت البحوث اتجاها جديدا ربط أولا بينها وبين علم الأجنة ؛ ثم ربط ثانيا فى مستهل القرن العشرين بينها وبين علم الوراثة ٠ كما أن التقدم فى السنين الأخيرة فى الكيمياء الحيوية وفى الطرق الفنية الدقيقة للبحث (ميكروتكنيك) فى الفيزيقا والكيمياء ، كان باعثا على انبثاق اهتمام شديد بكيمياء الخلية وبالتركيب البنائى الدقيق للخلايا ، مما أدى الى أنه لم يعد يعتبر السيتولوجيا وفسيولوجيا الخلية نهجين علميين متميزين يختلف الواحد منهما عن الآخر واستطاع هذا المجرى الفكرى ، بعد اتساعه وشموله ، أن يغذى بدوره علوما

أخرى من علوم الأحياء ، كالتقسيم والتطور وتربية النبات والحيوان مثلا • كما حفز على اجراء مراجعات عميقة للكثير من الآراء فى قطاعات مختلفة للفكر مثل الاجتماع والفلسفة •

ولقد جرت العادة عند الكلام عن السيتولوجيا من الناحية التاريخية أن نميز بين الحقبة الأولى التقليدية (الكلاسيكية) التى امتدت خلال القرن التاسع عشر وأرسيت خلالها أسس السيتولوجيا وبين الحقبة الحديثة التى مهد لظهورها اعادة اكتشاف دى فريز وتشرماك وكورنز عام ١٩٠٠ للقواعد المندلية • على أنه قد يكون من الأوضح لأغراضنا الحالية أن نعتبر أن السيتولوجيا قد بدأ بحقبة وصفية طويلة تطورت خلال العقد التاسع من القرن التاسع عشر الى الحقبة الحديثة التجريبية •

الحقبة الوصفية

ان باحث السيتولوجيا هو أساسا باحث فى المورفولوجيا ، فهو كباحث علم الأنسجة أو علم التشريح يحاول استخلاص مدلولات للكيفية التى تبنى بها الأشياء • وبالطبع كان المجهر هو الذى مكن لروبرت هوك فى عام ١٦٦٥ من أن يرى خلايا الفلين لأول مرة ويصفها ، حيث ان دراسة الكيفية التى تبنى بها الخلية غير ميسورة بالحواس المجردة ، ولذا كان مولد علم الخلية ونموه مرتبطين بالتقدم فى صناعة الأجهزة البصرية القوية التكبير والعالية فىقوة الاظهار •

ورغما عن تزايد المشاهدات المفصلة التى توافرت ، بفضل ما أدخل على المجاهر من تحسين فى أدائها وما وصلت اليه وسائل البحث من دقة ، خلال فترة قرن ونصف تلت ، فان علم الخلية لم يعترف به كفرع مميز للمورفولوجيا ، الا بعد أن ظهرت آراء خاصة به يتسم بها • وكانت نظرية الخلية أول هذه الآراء ، وترتبط عادة باسمى شليدن وشفان ، وهى التى بين خطوطها شليدن عام ١٨٣٨ فى كتابه « موضوعات عن تكوين النبات » •

وكان ميربل وتوربين وماين وفون مول أول من أدركوا بوضوح الأهمية الأساسية للخلية فى التنظيم البنائى فى النباتات وفى الحيوانات على السواء ، وأول من فهموا بصفة عامة تماما ، أن الخلية تنشأ نتيجة لعملية انقسام

(كونكلين ١٩٣٩ أ ، ب) ٠وكان التأييد الصريح الذى أبداه شليدن لنظرية الخلية باعثا على قبولها . كما كانت الخطوة الكبرى التالية هى نظرية فيرتشو الخاصة بتسلسل الخلايا والتى قدمها عام ١٨٥٨ ٠ وقد أكسبت ملاحظات فيرتشو نظرية الخلية قوتها وأثرها فيما يختص بالتوارث والتكوين والتطور ٠ ومادامت الخلايا الراهنة قد نتجت من أخرى سابقة فان جميع الخلايا يرجع تسلسل أسلافها الى الوراء فى خط متصل حتى الخلية الأولى ٠

وقد هيأت هاتان النظريتان الدافع لدراسة انقسام الخلية بالتفصيل ٠ وكانت بحوث بوتشلاى ولا سيما تلك التى تتعلق بنضج البيضة واخصابها افتتاحا لعقد من السنين كبير الأهمية ٠ ومنذ ذلك الحين ، عام ١٨٧٦ . أصبح معنى انقسام الخلية وما ينطوى عليه من ملابسات ونتائج واضحا جليا ٠ كما بين هرتفيج أن اخصاب بيضة قنفذ البحر يشمل اندماج نواة البيضة بنواة الحيوان المنوى ٠ وقد أوضح شتراسبرجر أن هذا ينطبق على النباتات أيضا ٠ ووصف فلمنج عام ١٨٨٢ تفاصيل الانقسام الميتوزى وأطلق الاسم كروماتين على أجزاء النواة القابلة للاصطباغ ٠ وهوالذىاكتشف الحقيقة بأن الكروموسومات تنشق بطريقة طولية أثناء انقسام الخلية ٠ وقدم والداير لأول مرة عام ١٨٨٨ الاسم كروموسوم ٠ وفى عام ١٨٨٤ بين فان بندن وهويزر أن الأنصاف الطولية للكروموسوم تمر أثناء انقسام الخلية الى الخليتين الشقيقتين الناتجتين ٠ وفى نفس العام ، أشار فان بندن الى أنه فى عملية الاخصاب يسهم كل من البيضة والحيوان المنوى الى الزيجوت بعدد متساو من الكروموسومات ٠ واختص رو وفايزمان بتقديم تفسير هذه الاكتشافات وما تتضمنه من آثار على الوراثة والتطور وذلك على مستوى نظرى بحت ٠ ومن ثم نشأ الرأى بأن التوارث هو نتيجة استمرار الاتصال الوراثى بين الخلايا عن طريق الانقسام ، وأن الخلايا التوالدية تؤلف الجسر المادى الذى يصل بين الأجيال المتعاقبة ٠

ان هؤلاء الباحثين وعددا آخر غيرهم ممن سيأتى ذكرهم فيما بعد ، هم الذين يجب أن يطلق عليهم لقب الآباء الأولين لسيتولوجيا النواة ، تماما كما يعرف يوهان جريجور مندل ، بالفهم الحديث ، بباحث الوراثة الأول (ويلسون ١٩٢٥ وشارب ١٩٣٤) ٠

الحقبة التجريبية

كان أ • هرتفيج ، ور • هرتفيج هما أول من وضع مبادىء السيتولوجيا التجريبية عام ١٨٨٧ بما قاما به من دراسات تحليلية لعملية الاخصاب • وفى ذلك العام أيضا ظهر أول أجزاء سلسلة بوفرى المشهورة « دراسات خلوية » (جولد شمدت ١٩١٦) • واستمرت السيتولوجيا الوصفية ومازالت وجهة هامة من وجهات البحث • وقد هيأت هذه المؤلفات التحليلية المدققة السبيل لدراسات حققت التكامل بين علوم الخلية والأجنة والوراثة والتطور •

وفى خلال الفترة الأولى من الحقبة التجريبية ، أى من عام ١٨٨٧ الى عام ١٩٠٠ ، بقى علم الخلية متصلا اتصالا وثيقا بعلم الأجنة التجريبى • وكانت المواد المفضلة لاجراء الدراسات هى بيض قنافذ البحر والاسكارس • فبدأت هذه الفترة بدراسة هرتفيج وهرتفيج سلوك بيضات قنفذ البحر بعد تجزئتها أو نزع النواة منها • كما درس ويلسون وكونكلين فى أمريكا وبوفرى ورو ودريش وغيرهم فى أوروبا أنسال الخلايا وتسلسلها بعضها من بعض وكذلك طوابع انقساماتها والعلاقة أو التوازى بين البلاستوميرات وما يقابلها من الأعضاء والتحديد الموضعى السبقى للأجزاء الجينية نتيجة للتميز الذى يجرى بالمادة السيتوبلازمية الأساسية فى البيضة • وكشفت هذه الدراسة عن أن جميع النويات التى توجد فى الجنين وهو فى أول نموه ذات فاعلية وراثية واحدة ، وذلك حتى فى الأنواع التى تتميز انقساماتها بطابع دقيق التحديد مثل (النيريس والسيرابراتيولوس) وأن ما يحدث من تنظيم للأجزاء فى المراحل التى تلى ذلك انما هو نتيجة للتفاعلات الخلوية • ولكى يفسر فايزمان وتابعوه هذه المشاهدات افترضوا أن مواد وراثية معينة ، موجودة أصلا بالبيضة المخصبة (ويحتفظ بها دون تخفيف خلال نسيلة الخلايا التوالدية) تتوزع بدقة الى أماكن متفرقة من الجسم حيث تتولى قيادة تكوين الطرز الخاصة من الخلايا والأعضاء • ولكى يفسر دريش نفس الحقائق ابتكر الرأى الروحى ــ القائل بوجود الروح ــ وهى قوة خفية غير آلية تهيىء استمرار وتوافق عمليات التكوين خلال حياة الكائن ، وقد أهملت منذ ذلك الوقت هاتان النظريتان •

ولم يحجب التقدم الذى أحرزه علم الأجنة التجريبى الدراسات الخاصة بالنواة • وتوصل فايزمان وشتراسبرجر وكاليكر وأ • هرتفيج ، كل منهم

مستقلا عن الآخر فى عام ١٨٨٥ الى أن مادة الكروماتين المكتشـفة حديثـا فى ذلك الوقت هى الأساس المادى للوراثة • وفى عام ١٨٨٨ قـدم بوفرى متبعا رابل ، آراءه عن الشخصية الفردية للكروموسومات ، وهو موضوع واصل بوفرى البحث فيه بعد ذلك بتفصيل أوسع عن طريق دراسـة الانقسامات الميتوزية المتعددة الأقطاب فى البيض المخصب بحيوانين منويين • كذلك اشترك بوفرى مع ويلسون وفان بندن فى ابراز أهمية اكتشافـفلمنج الخاص بدوام السنتروسومات وتعيين منشأ هذه الأجسام ودورهافىالاخصاب. كما توصل بوفرى ، عن طريق دراسته لاخصاب بيض نوع من قنفذ البحر منزوع منه النواة بحيوانات منوية من نوع آخر ، الى الاعتقـاد بـأن ظهور صفات الأب فى اليرقات الناقصة دليل على ما للنواة من أثر فى الوراثة والتكوين • ثم أخذت هذه الدراسات التجريبية فى تقديم بيانات متجزئة غير متصلة تدعم الغرض الذى قدمه رو (١٨٨٣) من قبل ، بأن الكروموسومات ليست هى فقط ذات الأهمية فى تحديد تكوين الفرد وتوجيه فسيولوجيته ومورفولوجيته بل والأجزاء المفردة أيضا الموجودة بكل كروموسوم (الجينات المرتبة طوليا) •

ولقد كان ويلسون ، المعروف بقدرته الفائقة على تجميع النتائج والمعلم الملهم والباحث القدير ، هو الذى نجح (١٨٩٦) فى جمع وتنظيم المعلومات السيتولوجية والجنينية التى كانت معروفة فى عهده فى كتابه الكلاسيكى « دور الخلية فى التكوين والوراثة » (مولر ١٩٤٩) • ومع أن قواعد مندل للوراثة لم يكن قد أعيد اكتشافها بعد ، فقد حدد ويلسون فى جلاء بدايات (الوراثة السيتولوجية) و (نظرية الكروموسومات فى الوراثة) فى عبارته: ان الكروموميرات (الحبيبات الصبغية) التى ترى على الكروموسومات هى، فى غالب الأمر ، أكبر كثيرا من « وحدات الانقسام النهائية » • وأنه لابد وأن يكون لهذه الوحدات النهائية القدرة على التمثيل والنمو والانقسام دون فقد لصفتها النوعية • ولا نستطيع اليوم أن نضيف الى قول ويلسون هذا ، الا أنه يجب أن تكون هذه الوحدات قادرة أيضا على التغير (الطفور) دون أن يعطل ذلك من مقدرتها على التضاعف • كما أن دريش أيضا قد ضرب على نغمة جديدة بنوع خاص عندما اقترح أن وحدات التمثيل هذه (التى نسميها الآن بالجينات) تضفى تأثيرها على الخلايا عن طريق انتاج انزيمات معينة خاصة أو نتيجة لسيطرتها على هذه الانزيمات •

ومع تحول الرأى فى هذا الاتجاه ، لم يكن عجيبا أن تكون اعادة اكتشاف دى فريز وتشرماك وكورنز لقواعد مندل بمجرد انتهاء القرن الماضى ـ وهو اكتشاف جاء فى وقته تماما ـ باعثا على بدء ظهور مرحلة ثانية من السيتولوجيا التجريبية أسفرت عن اندماج جديد وكان الاندماج هذه المرة مع علم الوراثة ونشأ عن ذلك علم هجين هو الوراثة السيتولوجية أخذ عن علم الوراثة وجهة النظر الكمية والفسيولوجية وعن السيتولوجيا وجهة النظر النوعية والمادية الوصفية ٠

وبحلول عام ١٩٢٥ كان الاصدار الثالث لكتاب ويلسون « دور الخلية فى التكوين والوراثة » قد ظهر ، وكانت خيوط الحقائق فى كل من الوراثة والسيتولوجيا قد نسجت معا فى نسيج متين سليم المنطق هو « نظرية الكروموسومات فى الوراثة » ٠ ويرجع الفضل فى اضافة كثير من التفاصيل الدقيقة الهامة الى باحثى الدروسوفلا من مدرسة مورجان (١٩١٠ ـ ١٩٢٠). كما هيأ ولايزال يهيىء اكتشاف فائدة استعمال الكروموسومات العملاقية (١٩٣٣) فى خلايا الغدد اللعابية لحشرة الدروسوفلا فى البحوث الوراثية السيتولوجية ، وادراك قيمة التعدد المجموعى للكروموسومات سواء منه المكتمل أو غير المكتمل كوسائل وراثية سيتولوجية ، واستعمال نبات الذرة فى الدراسات الوراثية السيتولوجية سبلا جديدة للتقدم نحو تفهم الكروموسوم وادراك أهميته سواء فى الانقسام الخلوى أو فى التوارث (شريدر ١٩٤٨) ٠ وقد عمل هذا على تقوية وتدعيم نظرية الكروموسومات فى الوراثة وتفصيلها (ستبحث هذه النتائج الجديدة فى أبواب قادمة) ٠

والطور الثالث للسيتولوجيا التجريبى ، وهو امتداد للدراسات السابقة ، هو المرحلة الحالية التى أخذ يزداد وضوحا فيها ادراك أن الموضوعات الأساسية الكبرى فى الوراثة السيتولوجية هى :

١ ـ طبيعة الجين ٠

٢ ـ طريقته فى التكاثر الذاتى ٠

٣ ـ كيفية أداء عمله فى تقرير الصفات ٠

ويبدو أن الاجابة عن هذه المسائل التى لم تتوافر الاجابة عنها للآن تعتمد على معرفة أكثر تفصيلا مما نملكه الآن فيما يتصل بميكانيكيات

الكروموسومات وكيميائها وفسيولوجيتها · ولهذا أخذ المشتغلون بالوراثة السيتولوجية يتجهون ، كلما بدا أن أي تقدم آخر بالوسائل التقليدية قد توقف ، الى العلوم الفيزيائية والكيميائية للعثور على وسائل جديدة وطرق للبحث قد تهيىء لهم سبلا جديدة للتقدم · ولقد أخذت أجهزة جديدة كالمجهر الالكتروني ومجهر تباين الطور الضوئي طريقهما الى الكمال ، ولكن ابتكار طرق فنية جديدة للبحث كان أهم كثيرا من ذلك ·

ولقد بين مولر وستادلر في سنتي ١٩٢٧ و ١٩٢٨ ، كل منهما مستقلا عن الآخر أنه يمكن استعمال أشعة X في زيادة معدل حدوث الطفرات في الكائنات عدة مرات · وسرعان ما اتضح أنه بهذا الاكتشاف ، قد توافرت وسيلة لاستحداث عدد غير محدود تقريبا من التغيرات الجينية والكروموسومية ، يمكن استخدامها في دراسة مجموعة واسعة التنوع من المسائل الوراثية السيتولوجية . وأعقب هذا الاكتشاف ما قام به كاسبرسون عام ١٩٣٦ من بحوث أثارت الانتباه الى الحقيقة بأنه يمكن اجراء دراسات كمية ونوعيـــة للخلية سواء الحية منها أو الميتة عن طريق مطياف الأشعة فوق البنفسجية وذلك لأن الجزيئات المعينة تمتص أطوالا خاصة بها من الموجات الضوئية · وقد بين أن البروتينات النووية الموجودة بالكروموسومات تحدث امتصاصا قويا في المنطقة الطيفية للأشعة فوق البنفسجية القصيرة · كما ابتدعت طرق اضافية للبحث كاستعمال الصبغ النوعي والهضم الانزيمي للكروموسومات ، وطرق أخرى حديثة لفصل وتجزئة مكونات الخلية بوساطة القوة المركزية الطاردة هيأت اجابات وان لم تكن قاطعة الا أنها ساعدت على الأقل على ادراك التعقيدات الكيميائية الخلوية التي تصحب السلوك الكروموسومي وأداء الجين لعمله ·

وان في تقسيم حقبة السيتولوجيا التجريبية على هذا النحو ، الى ثلاث مراحل تميزت الأولى منها بالتحالف مع علم الأجنة والثانية مع علم الوراثة والثالثة مع علمي الفيزياء والكيمياء ، فيه تأكيد اضفاء الاهتمام بالاتجاهات السائدة فقط · أما السيتولوجيا في حد ذاته ، كعلم يبحث في تفهم الخلية على أنها وحدة مادية وكيميائية وبيولوجية للتنظيم فقد تقدم تقدما مطردا وكان كل تآلف جديد مع أحد العلوم المتصلة به يعمل على تقوية وتوسيع معلوماتنا.

أجهزة ووسائل للسيتولوجيا أكثر حداثة

استخدم باحثو السيتولوجيا الأولون طرق التثبيت ومختلف الأصباغ ذات الدرجات المتباينة من النوعية • كما استعانوا بأجهزة بصرية قياسية تستخدم الضوء المرئى كمصدر للاضاءة (شكل ١ ـ ١) ولا حاجة بنا هنا الى وصف هذه الوسائل بالتفصيل حيث أنها قد عولجت بعناية فى كتب أخرى يسهل الرجوع اليها • على أنه يجدر بنا أن نشير الى أنه بتقدم صناعة المكثفات الضوئية الخالية من الزيغ الكرى والعدسات الشيئيه عديمة الزيغ اللونى والكرى والعينيات المعوضة كان المجهر الضوئى فى مستهل القرن الحالى قد بلغ ما يقرب من الكمال • ولما كان من المعروف أن طول موجة الضـوء المستعمل عامل محدد لقوة الاظهار ، فان أية زيادة فى الاظهار لا يمـكن الحصول عليها الا باستخدام مصادر للاضاءة أكثر تحقيقا للغرض •

ويملك باحث السيتولوجيا اليوم مخزنا عامرا بأسلحة للبحث أكثر تنوعا مما كانت عليه من قبل • وتقع الأجهزة الحديثة فى ثلاث مجموعات :

(١) تلك التى تعطى قوة أكبر من الاظهار • (٢) تلك التى تمكن من تعريف ما بداخل الخلية من أجسام مختلفة عن طريق تباينها فى امتصاص موجات ضوئية ذات أطوال معينة • (٣) تلك التى يمكن بها عن طريق اختلاف تباين الطور الضوئى فى الأجسام ، ابراز المعالم البنائية لهـذه الأجسام والتى ، لولا ذلك ، كانت تظهر متجانسة عند رؤيتها بالمجهـر العادى •

المجهـر الالكترونى

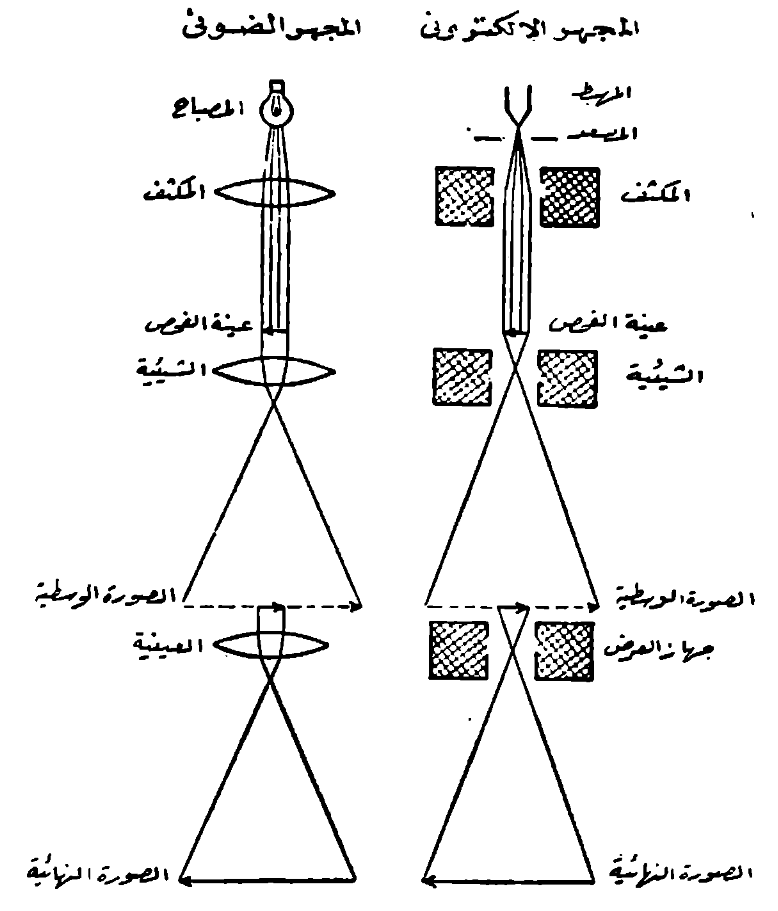
حقق ابتكار المجهر الالكترونى زيادة كبيرة فى قوة الاظهار (انظر ويكوف ١٩٤٩) • وقد سبقت الاشارة الى أن طول موجة الضوء الذى يضىء الأجسام المفحوصة هو الذى يعين الحد الأدنى المطلق للرؤية الواضحة • فالأجسام التى يقل قطرها عن نصف طول موجة الضوء المستعمل لا يمكن اظهارها ، أى لا يمكن رؤيتها كأجسام منفصلة بعضها عن بعض • وتقوم هذه النتيجة على اعتبارات نظرية كما تقوم على اختبارات عملية • وبما أن طول موجة الضوء الأزرق يبلغ نحو ٤٠٠٠ انجستروم (٤ر٠ من الميكرون أو ٤٠٠ مللى ميكرون) فان

المجهر الضوئى لا يستطيع اذا ، فى أحسن الظروف الضوئية ، أن يفصل بين جسمين يبعد الواحد منهما عن الآخر مسافة تقل أكثر عن ٢ر٠ ميكرون . وحيث ان طول موجة الضوء فوق البنفسجى أقصر من الضوء المرئى فيمكن باستعماله زيادة قوة الاظهار بعض الشىء ولكنها زيادة ليست كبيرة .

ويتغلب طراز من المجاهر الالكترونية على هذه العقبات الضوئية بتمرير الكترونات خلال الجسم المراد فحصه فى طريقها الى لوحة تصوير ضوئى حساسة ، وينعكس تباين العتمات بداخل الجسم فى صورة طابع تباينـى للالكترونات التى نجحت فى المرور الى اللوحة خـلال الجسم . ويبلغ عـادة طول موجة الالكترونات المستعملة فى الوقت الحاضر فى المجاهر الالكترونية أقل من ٠٥ر٠ من الانجستروم . ونظـرا لما تحمله الالكترونات من شـحنة كهربية فانه يمكن تبئيرها (تجميعها) باستخدام مجالات كهربية أو مغنيطية (شكل ١ ــ ١) فيتألف بذلك جهاز للاظهار له القدرة على الكشف عن دقائق التركيب الداخلى للجزيئات . وتتوقف قوة التكبير التى يمكـن أن يصـل اليها هذا الجهاز على ضغط التيار المستعمل ، حيث أن قيمة ارتفاع ضـغط التيار المستخدم فى دفع الالكترونهى التى تحدد طول موجته . ويمكن للمجهر الالكترونى من الطراز النفاذى تحت الظروف المثالية ، أن يظهـــر أجساما يبعد بعضها عن البعض ثمانية انجسترومات وهذه زيادة تصل الى أكثر من مائتى مرة عما يمكن الحصول عليه من أحسن مجهر ضـــوئى . ويستخدم المجهر الالكترونى من طراز المجال الانبعاثى مهبطا مكونا من ابرة دقيقة جدا يطلى طرفها بغشاء أحادى الطبقة من ذرات أو جزيئات المادة المراد دراستها (ميولر ١٩٥٣) فيتسنى بذلك اظهار الذرات المفردة وتحـــديد ترتيبها المكانى فى الجزيئات .

ورغم أن المجهر الالكترونى قد كشف كثيرا عن كيفية بناء الأجسام الحية (شكل ١ ــ ٢) الا أنه لاتزال هناك عقبتان تحدان من استعماله فى دراسة الكروموسومات الأولى : هى أن الالكترونات يجب أن تمر خلال جهاز مفرغ من الغازات ، الأمـر الذى يتطلب أن تكـون المحضرات المجهرية تامة الجفاف . والثانية : أن قوة النفوذ الضعيفة للالكترونات تتطلب أن تكـــون المحضرات رقيقة للغاية (١ر٠ من الميكرون أو أقل) ــ ومع أنه قد ابتكرت حديثـا وسائل للقطع والطمر تسمح بتحضير قطاعات بالغة فى الرقة ، الا

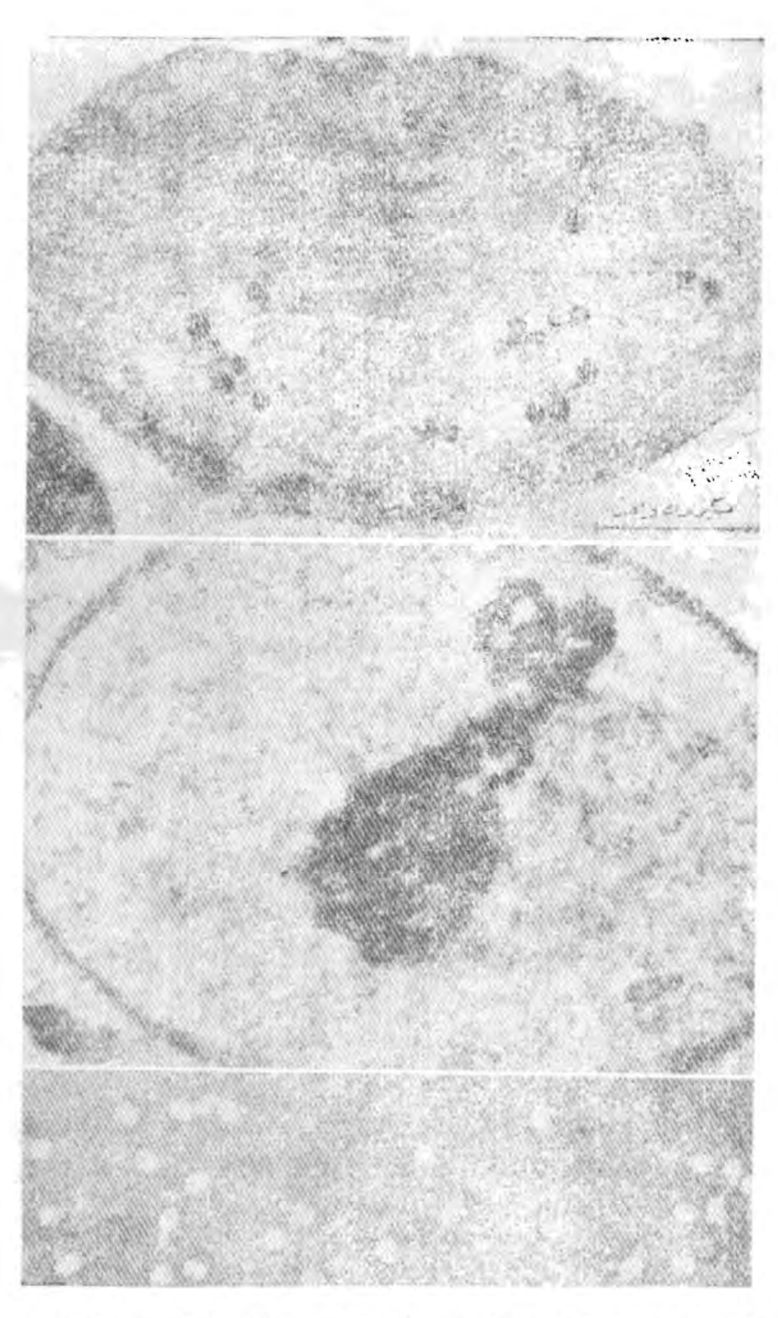
أن الدراسات القليلة التى أجريت على الكروموسومات الى اليوم لم تكشف عن شىء جديد فيها ٠



شكل ١ ــ ١ : مقارنة تخطيطية بين النظامين الضوئيين فى المجهر الضوئى والمجهر الالكترونى الكهربى المغنيطى من الطراز النفاذ ٠

مجهر أشعة X

وبالرغم من أن مجهر أشعة X لايزال فى الوقت الحاضر ، كجهاز للبحث، يعتبر فى طور الطفولة ، الا أن هذا المجهر له بعض المزايا الخاصة به وذلك بسبب أن قوة نفوذ أشعة X تصل الى درجة تسمح بدراسة محضرات بيولوجيةسميكة نسبيا ومحوطة ببخار الماء أو الغاز وستدرك أهمية هذه



شكل ١ ــ ٢ : تراكيب خلوية وفيروسية كما يكشفها المجهر الالكترونى (الصورة العليا) ٠ بلاستيدة خضراء من النبات اسبيدسترا تبين الجرانا الصفائحية مطمورة فى الأستروما الأقل تنظيما ٠ الصفائح فى هذه البلاستيدة الخضراء تتوالى كل ٢٥٠ أنجستروما والأجسام الداكنة هى حبيبات محبة للأزميوم ٠ (الصورة الوسطى) : نواة خلية ليفية فى الفأر تبين الطبيعة الليفية للنوية كما تبين أحيانا طبيعة ازدواج الغشاء النووى ٠ (الصورة السفلى) : صورة ظلية للبكتريوفاج ط ٢ (T_2) (فيروس بكتيرى) يصيب اشيريشيا كولاى ٠ الرأس سداسى الشكل ٠

الوسيلة تماما بعد أن تصل الى حد الكمال فى أدائها · غير أن أشعة X لا تحمل شحنات كهربية ، وكذلك فانه من الضرورى تبئيرها (تجميعها) باستخدام المرايا العاكسة ؛ الأمر الذى ينجم عنه اعتبار قوة اظهاره أقل كثيرا من قوة اظهار المجهر الالكترونى ويمكن نظريا اظهار نقط يبعد بعضها عن بعض مسافة سبعين انجستروما ، وذلك باستعمال نظام التبئير (التجميع) بالمرايا وهذه قوة اظهار تزيد ٢٥ مثلا عن قوة المجهر الضوئى (كير كباتريك ١٩٤٩) ·

وقد ظهر طراز آخر لمجهر أشعة × أكثر حداثة يعتمد على مايعرف من أنه يمكن لأشعة X أن تنحرف فى زوايا مختلفة اذا مرت فى محززة منتظمة كالتى توجد فى البلورات فان الصورة التى تظهر تكون مميزة للبلورة تماما وبتحريك أجزاء هذا المجهر بطرق خاصة أمكن الحصول على صور لبعض الذرات مكبرة ٣٠٠ر٠٠٠ مرة (غفل من الاسم ١٩٥١) وقد أمكن تصوير ذرات الكبريت وذرات الحديد · ويقتصر نفع هذا المجهر فى البحوث البيولوجية على استعماله فى دراسة الأجسام البللورية ·

مجهر تباين الطور الضوئى

وقد ظهر طراز آخر لمجهر أشعة X أكثر حداثة يعتمد على مايعرف من أنه ضوئيا ، ويرجع ذلك الى أن نفوذ الضوء فى الأجزاء المختلفة المكونة لها متساو كميا ، ولذا فان تفاصيل المعالم البنائية الموجودة قد تمر دون انتباه لعدم امكان رؤيتها كما قد لا تصل الفروق فى المسالك الضوئية ــ (وهى نتيجة لحاصل ضرب معاملات الانكسار المختلفة للمكونات فى المسافة التى يقطعها الضوء فى الجسم) ــ الى الحجم الذى يسمح بالتمييز بين معالم البناء المختلفة فى النظام غير المتجانس غير أنه من الممكن الاستفادة من الفروق فى النفوذ والطور الضوئى (المسلك الضوئى) بتحويلها الى فروق فى شدة الضوء (شكل ١ ــ ٣) ·

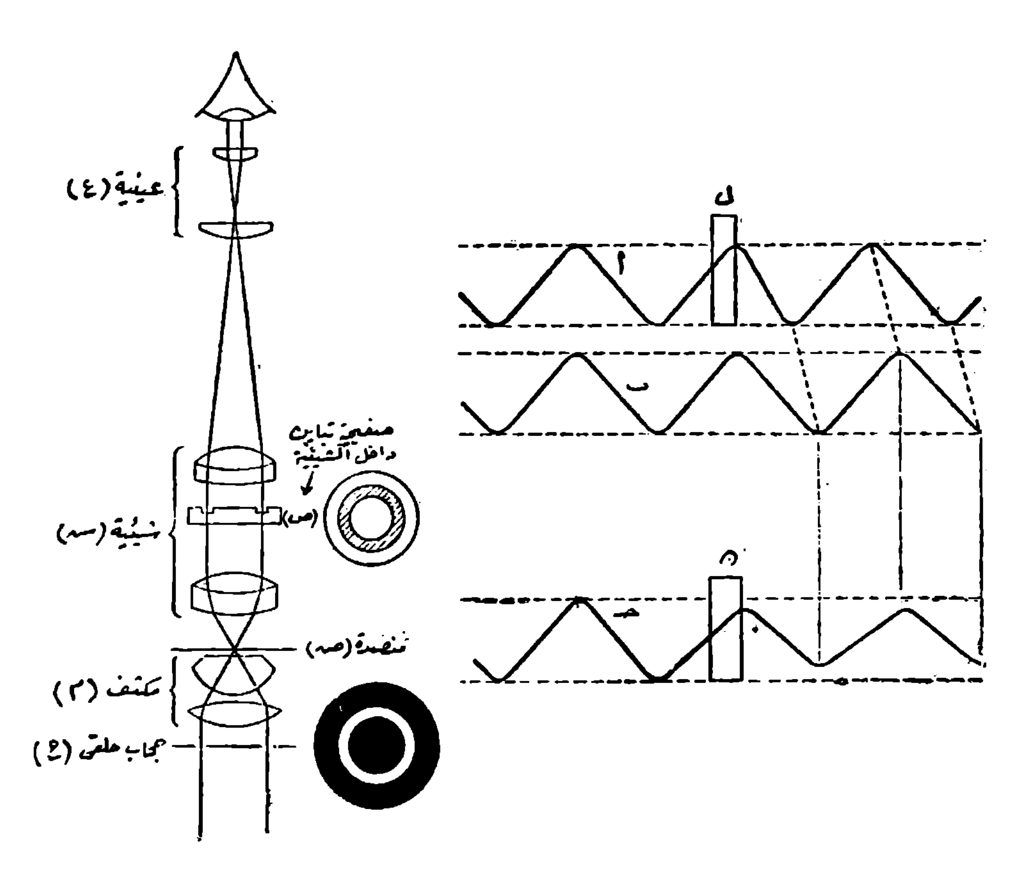
وفى الحالات التى تكون فيها فروق نفوذ الضوء كبيرة فان الاضاءة المباشرة كما فى المجهر الضوئى العادى ، تكون كافية لتحقيق التفارق ، أما فى الحالات التى يتساوى فيها نفوذ الضوء فى الوقت الذى تعظم فيه فروق المسالك الضوئية ، فاننا نجد أن الاضاءة المائلة أو ذات المجال المظلم تصبح

ذات فائدة • أما فى الحالات التى تكون فيها الفروق بنوعيها ضئيلة فانه يمكن ادخال توزيعات مناسبة للطور أو الامتصاص فى النظام الضـــــوئى لتغيير أو تقوية التباين • ويستفيد مجهر التباين الطورى من مثل هذا النظام الضوئى فيغفل التفاصيل غير المرغوب فيها ويبرز غيرها (ريتشاردز ١٩٤٦ ، بينيت وآخرون ١٩٥١) ولا تخفى فائدة هذا المجهر فى دراسة المحضرات ذات الطبقة الواحدة من الخلايا الحية أو غير المصبوغة (شكل ١ــ٤) ولكن نفعه لا يضيق فيقتصر على ذلك ، فان كثيرا من المحضرات المجهـــرية المثبتة والمصبوغة تعطى غالبا صورا أكثر وضوحا عند فحصها بمجهر التباين الطورى مما تعطيه تحت المجهر الضوئى ، ولا سيما تلك المحضرات التى يكون اصطباغها خفيفا جدا •

المطيافات المصورة

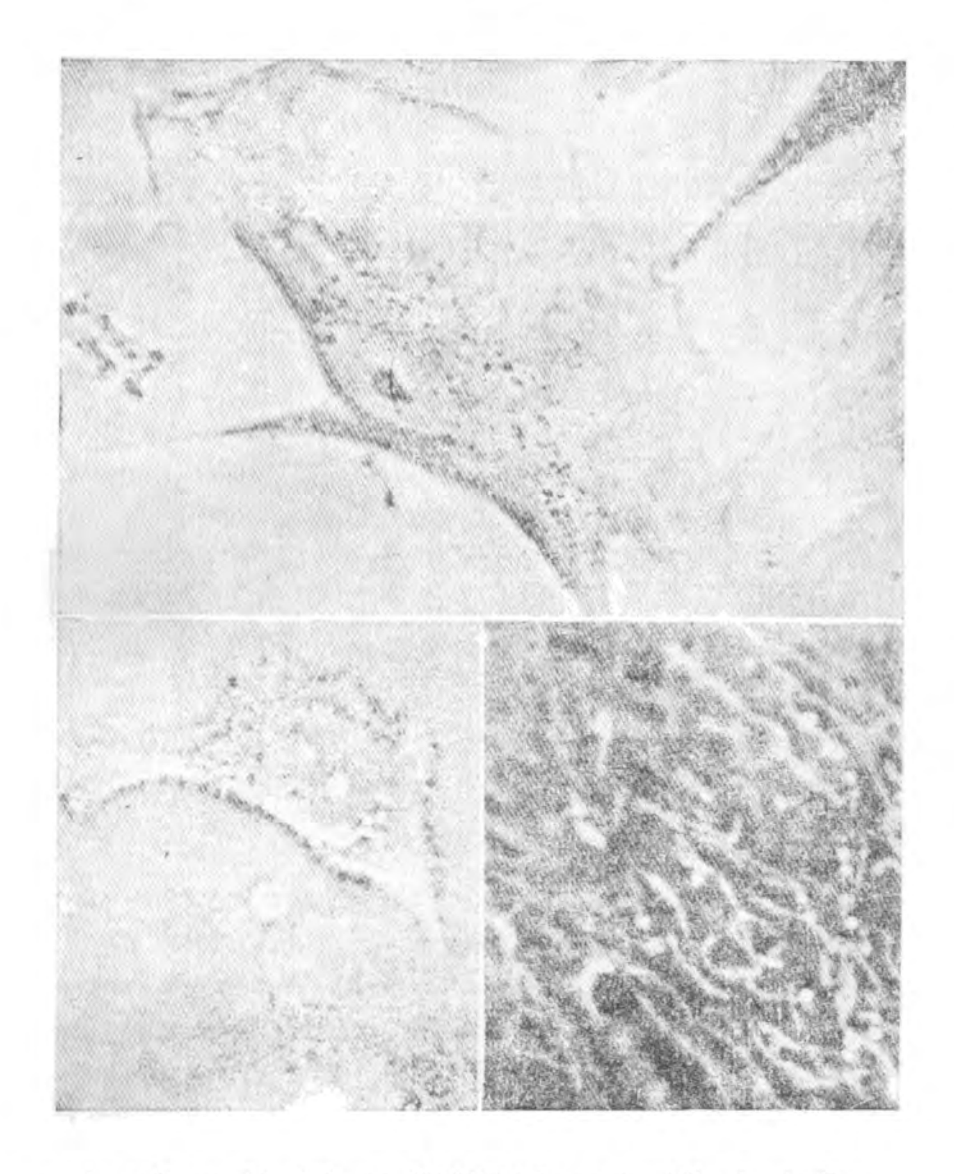
يزداد وضوحا يوما بعد يوم أن المكونات الكيميائية للخلايا الحيـــة وأوجه النشاط فيها ، اذا عرفت فى صحة ودقة ، تكون خير عون لفهم وفتح مغاليق خصائص الخلايا من حيث كيفية بنائها وسلوكها • ولكى يتيسر الربط المفيد والتكامل بين البيانات المتعلقة ببناء الخلية وتلك الخاصــــة بسلوكها الوظيفى ، يجب الحصول على كلتيهما من محضرات متماثلة • ولذلك كان من المرغوب فيه الحصول على البيانات الكيميائية قبل التضحية بالخلية للحصول على تفاصيل معالم بنائها • وأبسط الوسائل وأكثرها دقة هى ما كانت عن طريق استخدام الضوء ، اذ أنه لا يحدث ضررا بالخلية أثناء فترات تعرضها له • وتتوقف دقة المعلومات التى يحصل عليها عن طريق هذه الأجهزة على درجة الاحكام التى يمكن بها عمل طيوف الامتصاص للمكونات والمشتملات الخلوية •

وفى هذا الطراز من البحوث يجمع بين استعمال مجاهر عالية لقــوة الاظهار وبين أجهزة مطيافية لقياس طيوف الامتصاص فى محضرات الخلايا المفردة • وقد وجد أن مجهر الأشعة فوق البنفسجية المجهز بعدسات من الكوارتز كبير الفائدة للغاية ، حيث أن الأحماض النووية والبروتينات وهى التى تتكون منها الكروموسومات والتى وجدت فى المكونات الحبيبيـــة فى السيتوبلازم ، تمتص بقوة الموجات فى منطقة الأشعة فوق البنفسجية القصيرة (بين ٢٠٠٠ و ٣٠٠٠ أنجستروم) وذلك بصورة مميزة وانتقائية للغاية •



شكل ١ ـ ٣ : اليسار ـ النظام الضوئى فى مجهر تباين الطور ٠ (ح) حجاب حلقى أمام المستوى البؤرى للمكثف (م) ٠ (ص) صفيحة حلقية لتباين الطور داخل الشيئية ، تجعل صورة (ح) تتفق فى وقوعها مع الأخدود فى الصفيحة الحلقية أعلى الى اليمين شعاع ضوئى (أ) يمر فى منطقة ذات مسلك ضوئى كبير (ل) فتبطؤ سرعته وينتج عن ذلك ان تتأخر القمم والقواعد وتخرج عن الطور بالنسبة لقمم وقواعد الشعاع (ب) الذى لم يعرقل٠ أسفل الى اليمين ـ شعاع ضوئى مماثل (حـ) يمر فى منطقة عالية الامتصاص (ن) فتقل قوته ولكن يظل فى نفس الطور مع الشعاع (ب) يقوم مجهر تباين الطور بتحويل هذه الفروق الى فروق مرئية فى شدة الضوء ٠

كما يمكن بطريقة مماثلة استعمال المجهر الضوئى كمطياف مجهرى مصور (شكل ١ ـ ٥) فى دراسة الأنظمة الجزيئية التى تمتص الموجات الطيفية للأشعة المرئية ٠ وقد تبين تماما أن الطرق الفنية التى استعملت سليمة وصحيحة من الوجهة الفنية وذلك فى كل من دراسات القياس الكمية والنوعية



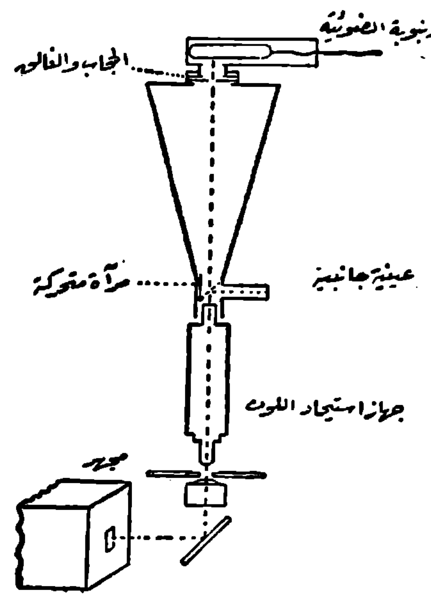
شكل ١ ـ ٤ : خلايا حية صورت فوتوغرافيا خلال مجهر التباين الطورى . (أعلى) من نسيج طلائى طبيعى بشرى من العنق (شيئية جافة ، عالية التكبير) . (أسفل الى اليسار) من نسيج طلائى بشرى خبيث (سلالة هيلا) من العنق (شيئية جافة منخفضة التكبير) .(أسفل الى اليمين) جزء من خلية السلالة هيلا تبين الميتوكوندرات الشبيهة بالخيوط (شيئية زيتية) .

الخاصة بالمكونات الخلوية (بوليستر وريس ١٩٤٧ ، وكاسبرسون ١٩٥٠ بوليستر واورنشتين ١٩٥٥ ؛ و كيرنيك ١٩٥٥) ٠

ولقد هيأ ابتكار الشيئيات العاكسة والتقدم الحديث فى صنعها نظاما ضوئيا أكثر مرونة فى استخدامه فى الدراسات المطيافية المجهرية ٠وتستعمل فى هذا النظام المرايا بدلا من العدسات التقليدية ٠ والفريد فى هذا النظام هو امكان تمرير أية موجة لأشعة الضوء من فوق البنفسجى القصير الى تحت الأحمر خلال مادة الفحص وذلك دون تعديل للتبئير (التجميع) أو تبديل للعدسات ٠

طرق فنيــة جديدة لبحوث السيتولوجيا

شهدت العقود الأخيرة من السنين ابتكار وظهور طرق فنية لدراسة كيفيــة بنــاء وتأدية وظائف الخلية والكروموسوم ٠ وباســتخدامها أجريت دراسات للكروموسومات أكثر دقة وتفصــيلا بوسائل كيميــائية كميــة ونوعيــة وذلك عن طــريق الهضــم الأنزيمى ٠ أو باســـتعمال طـــرق جــديدة للصــبغ أكثــر نوعيــة أو بالتحليل الشــامل لكلتيهمــا وكذلك أمكن اســتجزاء وتحليل السيتوبلازم والنــواة الى مكــونات أكـثــر دقــة باستخدام وسائل متقنة للطـــــــرد المركزى التفريقى والاستخلاص النوعى وليست أشعة X فقط هى التى وجد أنها تحدث سلسلة واسعة من التغيرات **الكروموسومات والجينية** ، بل ان هناك أيضــا طرزا أخــرى من الاشــعاعات المؤينة والضوكيمية لها نفس هـــذه المقدرة ٠ وقد أضيف أخيرا الى هذه العوامل المطفرة عدد كبير من المركبات الكيميائية التى تحدث تأثيرات مماثلة



شكل ١ ــ ٥ : رسم تخطيطى مبسط للنظام الضوئى فى مطياف مصور مجهرى وفى حالة استعمال درجة اسوداد مســتحلب فوتوغرافى كمقياس لنفوذ الضوء يمكن استبدال الأنبوبة الضوئية بلوحة تصوير فوتوغرافيه ٠

وعلى مستوى بيولوجى أعلى نوعا ما من ذلك ، ألقت الدراســات التى استخدمت فيها طرق تحليل الهجن والعشائر كثيرا من الضوء على المســائل الخاصة بنشوء الأنواع وتطور الأنظمة السيتولوجية • كما أن الوســائل والطرق الفنية المستخدمة فى الدراسات الوراثية فى الكائنات الدقيقة والفيروسات قــد سمحت باجراء بحوث كمية أشد دقة وذلك بسبب أمكان وســهولة انمائها فى اعداد وفيرة • هذا علاوة على أن البكتيريا والفطر برهنتا على أنهما أكثر نفعا من خلايا الكائنات الراقية فى تحليل المسارات الكيميائية للعمليات الأيضية والمحكومة وراثيا (سيبحث كل من هذه النواحى بصورة أكمــل فى أبواب قادمة) •

الهدف من البحوث السيتولوجية

ان قيام علوم فرعية كل منها ذو مجال دقيق التحديد مثل علوم الوراثة الفسيولوجية والوراثة الكيميائية الحيوية وكيمياء الخلية والوراثة السيتولوجية قد يوحى لأول وهلة باطراد تضييق مجالات التخصص ، الا أنه فى الواقع ينبىء بقرب اندماجها جميعا فى وحدة واحدة • ولقد أدرك الجميع خلال هذا التباين الظاهر أنه يجب بحث التركيب البنائى والوظيفى معا قبل امكان فهم الفرد أو الخلية فهما صحيحا كاملا سواء كعضو فى عشيرة أو كعامل يؤثر فى الأجيال المستقبلة •

وبالطبع ، هناك أمل فى أنه خلال دراسة الذرات والجزيئات التى تكون المادة العضوية سوف تكتشف يوما ما القوى والعمليات والتفاعلات التى تحول غير الحى الى حى • ويبدو أن بيان امكان اعادة تكوين الحبيبات النشيطة المعدية لفيروسات موزايك التبغ من مكوناتها غير الفعالة وغير المعدية من البروتينات والأحماض النووية هو خطوة فى هذا الاتجاه (فرنكل ـ كونرات ووليامز ١٩٥٥) •

وبما أنه يمكن تحليل ما بالخلية من أجسام الى الجزيئات التى تتكون منها بطرق وقواعد معينة فاننا نفترض تفسيرا لوظائف الخلية على المستوى الجزيئى ثم نبحث صحة هذا التفسير • وقــد يبــدو أن تناول هذه المسائل وتحليلها على هذا النحو هو تضييق للتفكير لا مبرر له الا أنه هو الطريق

الوحيد المفتوح الذى يمكن للعلم التجريبى سلوكه حيث أنه لا يعترف ولا يبحث الا فى الظواهر التى يمكن قياسها ٠

على أنه يجب القول بأن أى تفاؤل أو أمل فى امكان اختزال العمليات الحيوية وتفسيرها على أساس الحقائق الجزيئية الصرفة ، هو أمل يجب أن يخففه ما ندركه من أن القليل فقط من المسائل البيولوجية ، بل القليل فقط من مسائل أى نظام علمى هو الذى يمكن فى الوقت الحاضر اعتبار أنه قد حل تماما ٠ ومن ثم فانه لا يجب أن تؤخذ المناقشات التالية على أحسن وضع الا بمثابة علامات للارشاد فى الطريق الصاعد الى المستقبل ٠

الباب الثانى

الخلية العامة

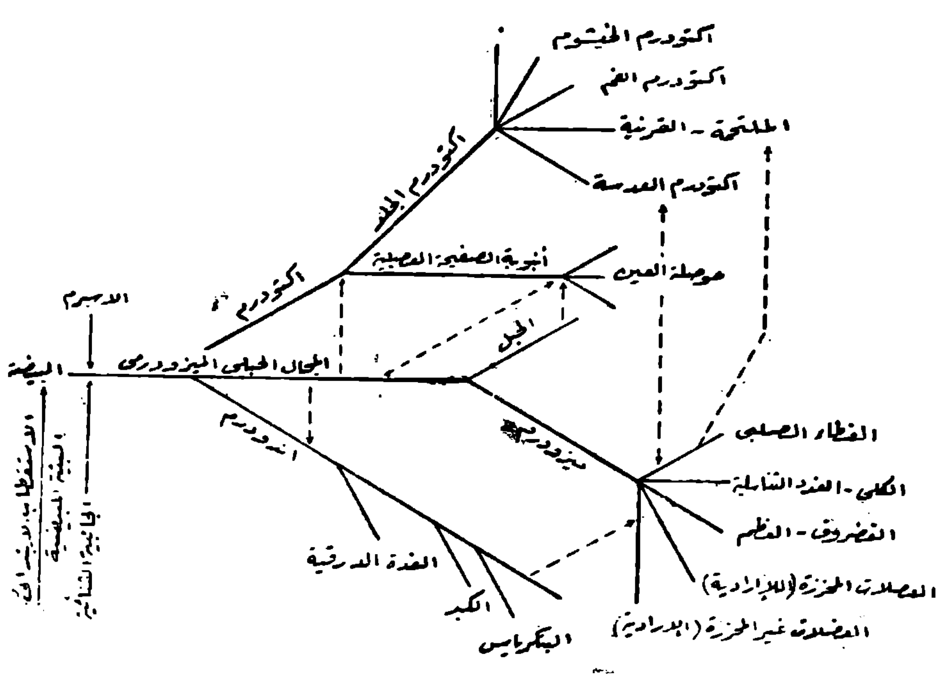
ان « نظرية الخلية » التى وضعها شليدن وشفان والتى تبلورت فى صورة بدائية عام ١٨٣٨ ، من خلال الآراء التى كانت سائدة فى ذلك الوقت ، اختصت الخلية بأنها الوحدة البنائية للتنظيم فى جميع الكائنات الحية • وكان هذا باعثا لأن يقول ويلسون عنها فى عام ١٩٢٥ « وضح منذ عهدبعيد أن مفتاح أى مسألة بيولوجية يجب ، آخر الأمر ، أن يبحث عنه فى الخلية وذلك لأن الكائن الحى اما أن يكون خلية ، واما أنه كان خلية فى وقت سابق» •

وقد وضع الفرض بأن جسم النبات أو الحيوان لا يخرج عن أنه مجموع الأجزاء التى يتكون منها والتى تعمل معا كوحدة فى تناسق وتوافق • وهو رأى لم يظهر الى الآن من التجارب ما يدحضه • الا أنه لاتزال هناك مشكلة جنينية عميقة ومعقدة تتطلب التفسير ، وهى مشكلة الطريقة التى يتحقق بها التناسق بين الخلايا فى الكائنات العديدة الخلايا • فالانقسام الخلوى الجنينى يؤدى ، بطريقة ما ، خلال عمليات التميز والتفاعل والتنظيم ، الى ما تعارفنا عليه وصفيا ووظيفيا على أنه كائن حى (شكل ٢ ــ ١) •

فبينما تعرض الخلية المفردة ، فى الأنواع العديدة الخلايا ، جميع أو جل الخصائص التى تشكل فى مجموعها الحياة نفسها ، فهى لا يمكنها وحدها أن تحيا حياة مستقلة ، حيث قد اندمج نشاطها مع نشاط الفرد واصبح خاضعا لسيطرته العامه • ويصبح هذا التكامل أشد وضوحا كلما أخذت الخلية فى التميز والتشكل ، حيث ان التخصص يصحبه عادة نقص فى المرونة الوظيفية ، وزيادة واضحة فى درجة اعتماد الخلايا بعضها على بعض • وبالرغم من السلسلة المفرطة الطول من صور التخصص التى يمكن للخلايا اتخاذها ، سواء منها النباتية أو الحيوانية ، فانه نادرا ما تنمحى الخصائص التركيبية للخلية • ولا يصادف المرء صعوبة فى تطبيق

« نظرية الخلية » بطريقة جدية الا فى أمثال مجموعات الأنواع التى تحتوى خلاياها على عديد من النويات كالطحالب السيفونية ، غير أنه يحتمـل أن تكون هذه الخلايا المتعددة النويات قد نشأت من أسلاف خلوية ٠

ويهيىء التطبيق العام لنظرية الخلية وشمولها ، الأساس الأول الذى ترتكز عليه البيولوجيا التجريبية للخلية ٠ وهذا أمر يستحق توكيدا خاصا حيث ان أية دراسات تجريبية دقيقة تتطلب ثبات وعدم تغير مواد البحث ٠ ونجد أن « نظرية الخلية » تعرف الخلية بأنها الوحدة البنائية للتنظيم ،كما تعـرف نظرية « التسلسل الخلوى » أصـل نشأتها ٠ كمـا أن الدراسات الوراثية السيتولوجية التى تلت ذلك وأوضحت النتائج الوراثية التىتترتب على انقسام الخلية ، عرفت عشيرة الخلايا التى تتسلسل من أصل مشترك



شكل ٢ ـ ١ : تمثيل تخطيطى للطابع الخاص بالتميز المتواصل من البيضة غير المخصبة الى الأنسجة البالغة فى الكائن العديد الخلايا ٠

على أنها مجموعة متجانسة وراثيا • وبذلك يضمن القائم بالتجارب ، الذى يأخذ هذه الحقائق كقضية مسلمة ، ويطمئن الى أنه يعامل نسيلة متماثلة من الخلايا أو الأفراد ، والى أنه ، فيما عدا ما يحدث فى النادر من الطفرات ، تستجيب جميعها بطريقة مماثلة الى الظروف البيئية المشابهة ، مما يحقق الحصول على نفس النتائج كلما تكررت التجربة . ولايمكن المغالاة فى تقديرأهمية ذلك كله لبيولوجية الخلية حيث ان الباحث البيولوجى يعتمد على النقاوة الوراثية لأفراد الكائنات التى يستخدمها فى معمله تماما كما يعتمد الكيميائى على نقاوة مواده الكاشفة •

غير أنه مازال هناك احتمال بأن المركز الفريد الذى تحتله الخلية فى التنظيم البيولوجى قد أصبح مهددا ، فالمعلومات التى تتزايد يوما بعد يوم عن الفيروسات تثير مشكلة قد تكون اكاديمية أو قد لا تكون • فالفيروسات المتبلورة ، رغم كونها تتفق مع تعريف الكائنات الحية ، من حيث قدرتها على التكاثر الذاتى والطفور ، فهى ، وفقا للمعايير المعروفة لنا ، ليست خلوية • وتقدم لنا هذه الفيروسات المتبلورة ، رغم بساطة تركيبها اذا ما قورنت بأكثر الخلايا بداءة ، من المعلومات الكيميائية الحيوية والفسيولوجية ما يساعد على تفسير الظواهر الخلوية • ولكننا لا ندرى ما اذا كان العالم العضوى يحتوى الآن ، أو كان يحتوى فى الماضى ، على سلسلة من الكائنات الحية تتدرج من صور لا خلوية الى صور خلوية ؛ فهذا سؤال لا يمكن الاجابة عنه فى الوقت الحاضر • ولكن نظرا لتشابه الفيروسات مع الجينات فى تركيبها الكيميائى وعملها البيولوجى ، فالأمل معقود على أن الحصول على معلومات مفصلة عن كيفية بناء الفيروس وتكاثره وعلاقته بالعائل ووسائله « **الأيضية** » سوف يسمح بتفهم أجلى للطريقة التى يعمل بها الجين داخل الخلية •

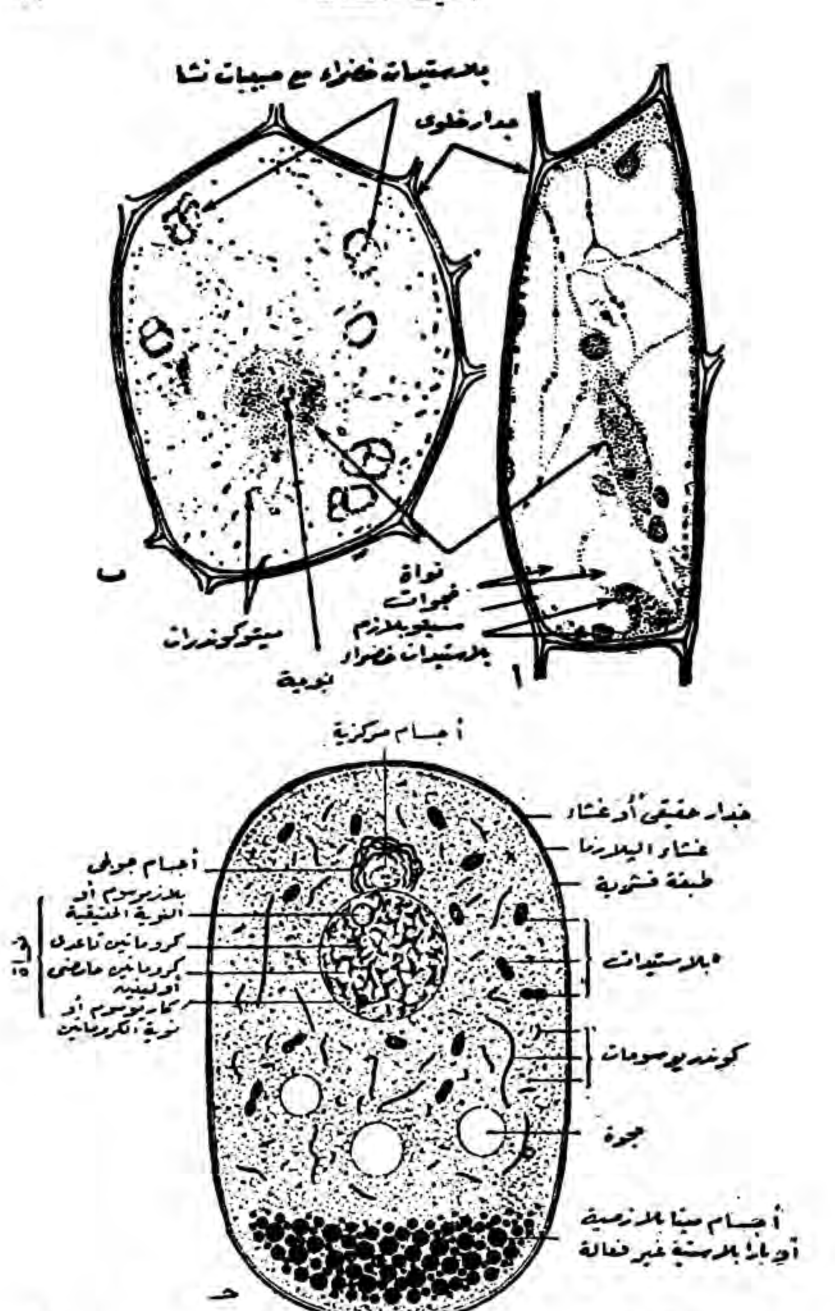
وتؤلف الفيروسات البكتيرية ، والتى تعرف عادة بالبكتيريوفاجات ، ما يمكن اعتباره جسرا بين الفيروسات المتبلورة وبين الصور الأخرى التى تكون أكثر وضوحا فى تركيبها الخلوى • وتدل دراسات المجهر الالكترونى على أن للفيروسات التى تصيب بكتيريا القولون «اشيريشيا كولاى» غشاء خارجيا من البروتين (شكل ١ ــ ٢) ، مما يوحى ببناء خلوى بدائى غير أن المعلومات الحاضرة عن تنظيمها الداخلى ضئيلة للحد الذى لا يسمح لنا بأن نغامر بالتكهن عن احتمالات علاقاتها التركيبية مع صور الحياة الأخرى

التى تزيد عليها رقيا وذلك بالرغم من أنها تسلك وراثيا مسلكا يشبه الى حد كبير مسلك الكائنات الراقية ·

وفى الوقت الذى ندرك فيه وجود « كائنات حية ـ لا خلوية » يجب الا نغفل عن الحقيقة بأن الخلية مازالت هى التى تؤلف وحدة البناء الأساسية والتنظيم فى الغالبية العظمى من الكائنات · ولايزال ما قاله ويلسون عنها ، صحيحا اليوم ، كما كان فى عام ١٩٢٥ · ولا يكون اذا من لغو الكلام هنا ونحن نعالج موضوعات السيتولوجيا النووية والوراثة السيتولوجية أن نفرد مكانا للخلية عموما ولمكوناتها الأخرى غير النواة ·

ورغما من احتمال عدم وجود خلية « نموذجية » فان جميع الخلايا تشترك فى بعض المعالم الخاصة ·

ويمكن تعريف الخلية أو **البروتوبلاست** بأنها « جزء من السيتوبلازم ذو نواة محاط بجدار أو غشاء خلوى ، وتوجد منفردة أو فى جماعات وتشمل أجساما من أنواع مختلفة » (شكل ٢ ــ ٢) · ومن المعروف طبعا أن هناك خلايا معينة لا تتفق وهذا التعريف العام ، مثال ذلك كرة الدم الحمراء فى جسم الانسان التى تكون فى الأطوار الأخيرة من حياتها خالية من النواة ، ولكن من الواضح أن هذا نوع من المواءمة خاص بخلية كانت ذات نواة · كذلك فان الخلايا الغربالية الحية التى توجد فى لحاء معظم النباتات المغطاة البذور هى أيضا عديمة النواة ، رغم أنها كانت تحتوى أولا على نواة ، وفى هذه الحالة تقوم الخلايا المرافقة المجاورة ، والتى تظل محتفظة بنوياتها ، بكل الوظائف النووية الضرورية لاستمرار حياة الخلايا الغربالية · وكذلك تفتقر الطحالب الزرقاء الخضراء الى وجود نواة محددة المعالم بالمعنى المتعارف عليه للنواة حيث تكشف الصبغات النووية المختلفة عن وجود شبكة من الكروماتين تجرى فيها تغيرات دورية أثناء انقسامات الخلايا ، والتى تقوم دون شك بدور من طراز بدائى · وكان يظن ، فى وقت ما ، أن النواة فى البكتيريا ذات طبيعة مماثلة لنواة تلك الطحالب · ولكن هناك أدلة حديثة بينت ، فى جميع أنواع البكتيريا التى درست للآن ، أنه بازالة عتامة السيتوبلازم ثم التلوين بالأصباغ النووية المعتادة ، ينكشف جسم شبيه بالنواة · وبالرغم من وجود جدل كبير حول التنظيم الكروموسومى فى البكتيريا (دىلاماتر ١٩٥١ ، بيسيه ١٩٥١ ، ١٩٥٥) فان السلوك الوراثى فى البكتيريا يشير بقوة الى تعقيد نووى يمكن مقارنته بالموجود فى النباتات



شكل ٢ ــ ٢ : أمثلة لخلايا عامة · (أ) خلية برانشيمية منغدق ورقة بنجر السكر · (ب) خلية برانشيمية من ساق نبات التبغ · (جـ) خلية عامة تعرض عضيات مختلفة موسومة طبقا لتسميات رواد السيتولوجيا الأول ·

والحيوانات الراقية (**ليدبرج** ١٩٤٨ ، ١٩٥٥) ٠ ولم يتحدد بعد ، ما اذا كانت البكتيريوفاجات والفيروسات الكبيرة تحتوى على أجسام كروموسومية (يعرف وجود مجموعات ارتباط وراثية بها) ، حيث لم ترق بعد درجة التوضيح بالمجهر الالكترونى ، فى حالته الراهنة ، أكثر من أن يسجل صورا ظلية لمثل هذه الخلايا دون أن يكشف كثيرا من تفاصيلها الداخلية (شكل ١ ـ ٢) ٠

كذلك تختلف الطحالب والفطريات من الطراز العديد النويات أو ذى النظام الاندماجى للخلايا الذى يوجد فى بعض الحيوانات مثل الريزوبودات وفيه قد تتكون بعض الجدر الفاصلة فتعطى أجساما مقسمة غير أن كل قسم منها يحتوى على عدة نويات ٠ وأصبح ضمن المشاكل التى تتطلب الفصل ما اذا كانت هذه الأقسام تعتبر ، من الناحية البنائيه على الأقل ، ان لم يكن من الناحية الوظيفية كذلك ، خلايا حقيقية ٠

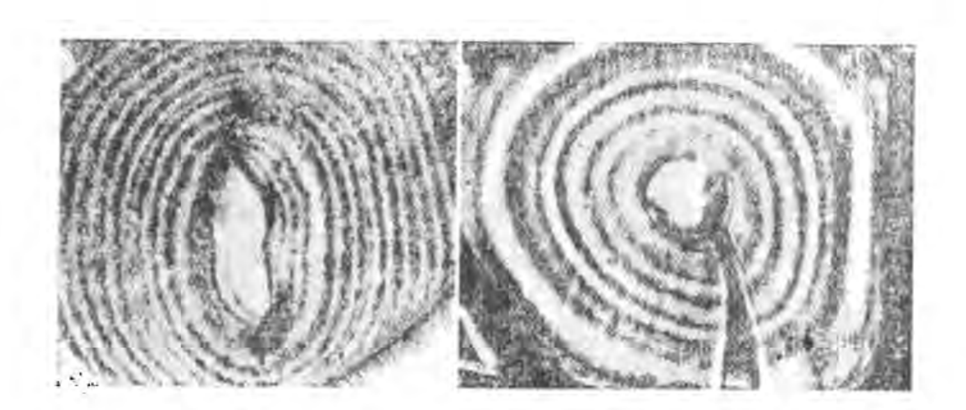
واذا صرفنا النظر عن الحالات الاستثنائية السابقة ، فان جميع الخلايا تشمل نواة كما تشمل أيضا جل ، أو كل المعالم البنائية الآتية : جدار خلوى ، غشاء بلازمى ، سيتوبلازم ، سنتروسوم (غير موجود فى كثير من الخلايا النباتية) ، فجوات ، ميتوكوندورات (كوندريوسومات) ، بلاستيدات (فى الخلايا النباتية) ، ومواد جولجى ٠ ويمكن بسهولة ، باستعمال مثبتات وأصباغ خاصة بيان كل واحد من هذه المعالم ، وكذلك لا ريب فى أن كلا منها له وظيفته الخاصة فى تدبير أمور الخلية ٠ والخلايا الحية بطبيعتها محافظة ، حيث انه من المحتمل أنها لا تستبقى من المحتويات مايكون عديم الأهمية الوظيفية ، مما يترتب عليه أنه بالرغم من أن وظائف بعض المحتويات الداخلية للخلية لاتزال الى حد ما مجهوله فان وجودها بالخلية يجب أن يؤخذ على أنه دليل مورفولوجى على وجود دور فسيولوجى تؤديه من أدوار النشاط الأيضى للخلية ٠

ربما تكون الحيوانات الأولية (البروتوزوا) قد بلغت من التعقيد الداخلى للخلية أعلى درجاته التعبيرية ٠ حيث قد نجد فى نطاق الخلية المفردة محتويات ومكونات ومعالم واسعة التنوع للبلعمة والاخراج والانقسام والحركة ٠ على أنه من المحتمل أن تكون هذه الكائنات تمثل حالات خاصة من تشعب التطور ، وسوف لا تناقش الا فى الحالات التى تسهم فى المساعدة على تفهم السيتولوجيا العامة ٠

جـــدر الخـلايـا

يحيط بكل خلية نباتية عند حدودها الخارجية جدار خلوى ، وقد يكون هذا الجدار غليظا أو رقيقا ، أملس أو ذا نقوش بارزة ، كما قد يكون مشبعا بالسليلوز أو باللجنين أو بأملاح من أنواع مختلفة ، أو بمواد دهنية كالسوبرين والشموع .

ويعتبر الجدار الخلوى فى معظم الأنسجة ، ولا سيما الموجودة فى أنسجة النباتات الراقية التى تحتوى على جهاز وعائى لنقل الماء والموادالغذائية الهيكـل الدعامى الرئيسى للمنظمـة البروتوبلازمية الحيـة . وبالرغم من صعوبة توضيحها ، فانه يعتقد بوجود خيوط بروتوبلازمية أو بلازمادزمات تمر من خلية الى أخرى فتتحقق بذلك شبكة بروتوبلازمية متصلة منتشـرة فى جميع الأجزاء الحية فى النبات . ومن ناحية أخرى فان الحيوانات التى ترتكز غالبا الى هيكل خارجى أو داخلى من نوع ما ، تحتوى عادة على خلايا تتميز بخلوها من الجدر الخلوية المعروفة فى النبات ، فيحددالمحيط الخارجى للخلية غشاء رقيق رفيـع الى الحد الذى تبـدو معه البروتوبلاست كأنهـا عارية .



شكل ٢ ـ ٣ : قطاعان عرضيان لجدر ثانوية متغلظة فى خلايا نباتية بالغة . (الى اليسار) ـ الدوائر الفاتحة والداكنة هى على الترتيب نتيجة للتجمع المفكك أو الكثيف لليفات السليلوز الدقيقة مرتبة فى طابع صفائح دائرية متحدة المركز . (الى اليمين) ـ التركيب الصفائحى الناتج من تباين شدة التكاثف فى عملية اللجننة .

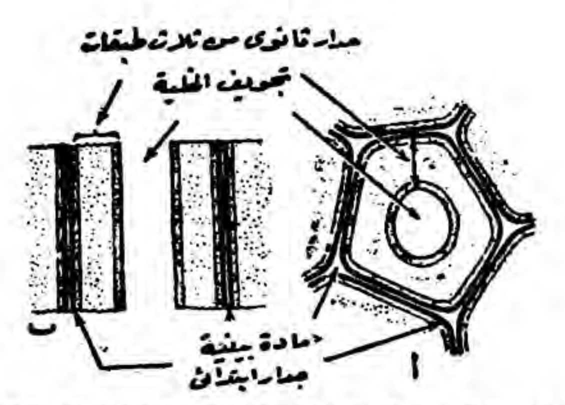
وجدر الخلايا ناتج افرازى من السيتوبلازم · وفى الجدر الثانوية الغليظة لبعض الخلايا النباتية ، توجدترسيبات سليلوزية حلقية متحدة المركز مختلفة الكثافة والمسامية (شكل ٢ ــ ٣) · ويهيىء اختلاف سمك الترسيبات المتتالية فيها فرصة « الدراسة وعد النموات اليومية للحلقات » تماما كما يدرس ويعد المرء حلقات النمو السنوية فى الأشجار ليفسر التقلبات البيئية السنوية · ويتم تكوين الأجزاء المندمجة (الداكنة اللون) أثناء النهار ، بينما تتكون الحلقات المسامية (الفاتحة اللون) أثناء الليل · ويختلف سمك الحلقات باختلاف الظروف البيئية · وقد يوجد فى بعض الخلايا طابع آخر شعاعى متفرع ·

فاذا بحثنا هنا جدر خلايا النباتات الوعائية التى كانت موضع دراسة عميقة شاملة ، نجد أن جدار الخلية الكاملة النضج يتكون من ثلاث مناطق مميزة محددة : الصفيحة الوسطى ، والجدار الابتدائى ، والجدار الثانوى (شكل ٢ ــ ٤) ·

أما الصفيحة الوسطى ، أو المادة البينية التى توجد بين الخلايا فهى مادة بكتينية حيث تترسب بكتات الكلسيوم أو المغنسيوم فى الصفيحة الخلوية السائلة قرب انتهاء عمليات الانقسام · وتتقاسم الخلايا المتجاورة هذه الطبقة · وهى تختلف عن باقى مكونات الجدر الأخرى فى قدرتها على الاصطباغ ، وفى صفاتها المتصلة بانكسار الضوء وفى امكان اذابتها بسهولة بالأحماض القوية وبذلك تتفكك الخلايا · أما فى الأنسجة الخشبية فغالبا ما تصبح شديدة اللجننة ·

أما الجدار الابتدائى ، فهو أول ناتج ترسيبى للبروتوبلاست وهو بكتينى كذلك ولكنه يحتوى أيضا على مواد عديدة السكرات نصف سليلوزية ولا سليلوزية · ولا يمكن بيان وجود المواد نصف السليلوزية فى الجدار الابتدائى بالطرق الكيميائية المجهرية · وانما يستنتج وجودها من طوابع حيود أشعة X ومن المؤكد أن الجدار يعرض انكسارا مزدوجا ، حيث ان السليلوز يوجد على هيئة اطار دقيق مكون من سلاسل شديدة التماسك · وقد تشترك الشموع أيضا فتكون جزءا من هذا الاطار ·

وحيث أن الجدار الابتدائى يوجد فى الخلايا التى يجرى بها الانقسام



شكل ٢ ـ ٤ : التركيب البنائى النموذجى للجدار فى الخلايا النباتية البالغة والملجننة ٠ (أ) منظر عرضى (ب) منظر طولى ٠

فمن المؤكد أنه يمكن حدوث تميز رجعى وذلك باعادة التغيرات التى أدت الى تكوينه أصلا فى اتجاه عكسى ٠

ونظرا لخلو الجدار الابتدائى من النقر ومن التغلظات غير المنتظمة ، وذلك فيما عدا الأماكن التى تمر بها البلازمادزمات ، فانه قابل للامتـداد بدرجة كبيرة ، فشعرة القطن مثلا ، وهى خلية مفردة تستطيل من طـول ابتدائى قدره ٤٠ ميكرونا الى ٤٠ ملليمترا اى الى ضعف طولها الأصـلى ألف مرة ، وترجع هذه الزيادة مباشرة الى مرونة الجدار الابتدائى ٠ ونظرا لتشـابه تركيب الصفيحة الوسطى والجدار الابتدائى الى حد ما فانـه من الصعب تمييز كل منهما عن الآخر ٠ وكثيرا ما يشار اليهما معا بالجـدار الابتدائى ٠ غير أن نشأة كل منهما المنفصلة تشير الى أنهما لا يكونان وحدة بنائية واحدة ٠

اما الجدار الثانوى ـ وهو يتميز بتكوينه من السليلوز ونصف السليلوز وعديدات السكرات ولكن يدخل به تحويرات عن طريق ترسيبات متنوعة اضافية وتغلظات تتقرر نتيجة لوظيفة الخلية وموقعها النهائيين ـ فهو يهيىء الجهاز الدعامى الرئيسى فى النباتات ويبدأ تكوينه بعد أن تقف الخلية عن النمو ٠ ويبدو أن التغيرات التى تقع خلال تكوينه غير قابله للارتداد ٠ أما الأساس الكيميائى والتوجيه الجزيئى للعناصر التى يتكـون منهـا فمعقدان الى درجة بالغة ٠ ولكن باستخدام وسائل البحث الكيميائية المجهرية والبصرية عرفنا

الكثير عنها • ونجد فيما نشره فراى ـ ويسلنج ١٩٤٨ ، وبرستون ١٩٥٢ وايسو ١٩٥٣ موجزات ممتازة لهذا الموضوع • وليس هناك ضرورة الى بحثه هنا أكثر من ذلك •

ليس من عادة علماء الحيوان أن يشيروا إلى النطاق الخارجى للخليــة بالجدار ، وهم على حق فى ذلك ، حيث أن الجدر بالمعنى المعروف على أنها حدود واضحة فاصلة ، لا توجد بصفة عامة فى أنسجة الحيوان • أما المادة التى تحيط بالخلايا من افرازها فهى التى تعرف عادة بالمادة الخلالية •

وتقابل المادة الخلالية ، من حيث منشؤها ، الجدار الابتدائى والجدار الثانوى فى الخلايا النباتية ؛ ولكن ينقصها ما تمتاز به هذه الجدر من تنظيم طباقى • والخلايا فى الأنسجة الدعامية كالعظم والغضروف تخوطهامادة مغلفة متصلة عديمة الشكل تقريبا • وفى النسيج الغضروفى قد تختــرق هــذه المادة لييفات غرائية فى اتجاهات عشوائية أو مجتمعة فى طابع معين من الحزم وفى النسيج العظمى ، تتشبع المادة الخلالية بأملاح الكلسيوم •

الا أن معظم الخلايا الحيوانية ، لا يحدها غير غشاء بلازمى بسيطوهو الغشاء الخارجى الحى الذى يحوط السيتوبلازم ، وهو غشاء مطاط الى حد معقول ، ويتمتع بالقدرة على الالتئام ، غير أن قوة احتماله تتباين فى طرز الخلايا المختلفة • فمثلا يسهل انحلال أغشية الخلايا الكبدية أو الليمفاوية عن طريق الطحن ، فى حين أن خلايا الأورام فى الدجاج مثلا يمكنها مقاومة الهرس بالرمل الدقيق لمدة طويلة •

ولا توجد بالخلايا الحيوانية صفيحة وسطى ، وانما تفرز الخلايا بدلا عنها مادة خلالية لاصقة ، تقوم بربط الخلايا بعضها ببعض ، كما تفعـــل الصفيحة الوسطى • وتختلف هذه المادة اللاصقة عن الصفيحة الوسطى من حيث النشأة والتركيب الكيمائيان ولكنها تشبه المادة الخلالية فى أنها ناتج افرازى من السيتوبلازم •

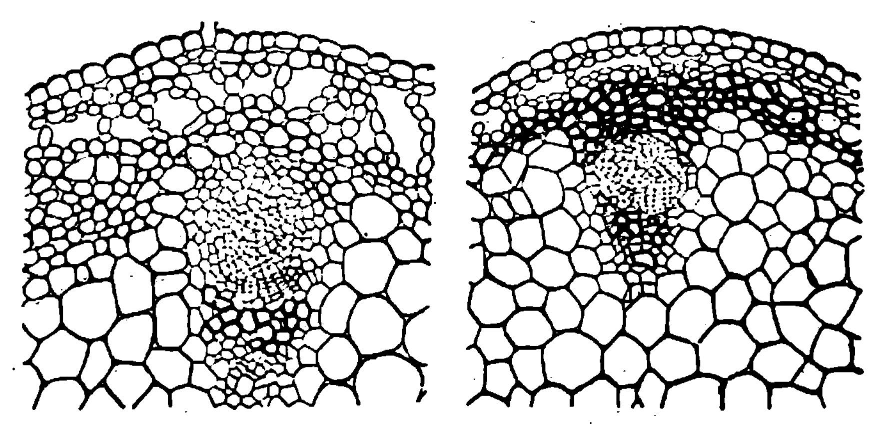
ان ما نعرفه عن جدر الخلايا من الناحية الوراثية قليل نسبيا • وقــد استخدم الوراثيــون المشتغلون بوراثة الذرة جينــا واســما *bm* (بنى العرق الوسطى) ، فى دراسات واسعة ، وهو فى حالة التماثل الزوجية أو الأحادية ، يجعل جدر الخلايا التى على طول العرق الوسطى لأوراق الذرة ، والتى تكون خضراء بطبيعتها ، تنقلب الى بنية اللون • وأما فى القطن فان كثيرا

من أعمال التربية التى أجريت كانت تتعلق مباشرة بالعوامل الوراثية التى تحدد طول شعرة القطن • وكذلك التى تحدد أيضا اتجاهات الأبيـــــرات الجزيئية للسليلوز وتنظيمها داخل جدار الخلية (حيث أن ذلك يحدد متانة الشعرة) •

والجينات التى تؤثر على انتاج الاوكزين ، وهو هورمون نباتى ، تؤثر أيضا بطريقة غير مباشرة على سلوك الجدر الخلوية . حيث ان قابلية الجدار الابتدائى للامتداد يحكمها الأوكزين الى حد كبير • كما أنه يوجد بالذرةجين متنح « نانا *na* (nana) » يسرع عملية أكسدة الأوكزين الى درجة كبيرة حتى أنه لا يتبقى منه الا كميات لا تكفى لاحداث الدرجة الطبيعية من استطالة الخلايا ، ونادرا ما يتعدى طول النباتات القصيرة الناتجة قدمين (فان أوفربيك ١٩٣٥) •

وسلالات الذرة «كسول *Lazy* » ، وهى تتميز بعجز واضح فى القدرة على البقاء قائمة ، وهى نتيجة حالة يحكمها جين يتسبب فى توزيع غير عادى للأوكزين • وتحكم الجاذبية الأرضية عادة توزيع الأوكزين ولكن فى سلالة الذرة « كسول » لا يرتبط توزيع الأوكزين بالجاذبية فتنبطح النباتات على سطح الأرض ، أو تنحنى الى أسفل (فان أوفربيك ١٩٣٨) ، وتفسراستطالة الخلايا هذا السلوك المتفارق •

وقد وصف أندرسون وآبى (١٩٣٣) تكوين الجدر فى نبات أصيل



شكل ٢ ـ ٥ : قطاعان عرضيان فى عذقين لزرين صغيرين من نباتين من الاكويليجيا (الى اليسار) من نبات عادى (الى اليمين) من نبات طافر ويظهر فى قطاع النبات الطافر التكوين المبكر السابق للأوان لغلاف اسكلارانشيمي • (خلايا داكنة سميكة الجدر) تحيط بالحزمة الوعائية اللفة •

لطفرة متنحية من النوع أكويليجيا فلجاريس ، الكولمبين البستانى ، وهذا الطافر قصير سريع القصف وأشد كثافة جدا فى التفريع من النوع الأصلى ويعرف بالصنف المندمج وتتوقف فية استطالة الساق مبكرا بسبب حدوث تغلظ ثانوى سابق لأوانه فى جدر الخلايا . وتظهر الفروع الجانبية التى لا تلبث بدورها أن تعجز عن الاستطالة الى الحالة الطبيعية مما يؤدى الى نمو كثيف مندمج . والطرز الخلوية التى تتأثر بصفة خاصة هى خلايا الغلاف الاسكلارانشيمى الذى يتوج الحزم الوعائية ، كما أن الانحراف الوحيد الظاهر عن التكوين الطبيعى هو التبكير فى ظهور التغلظ الثانوى (شكل ٢ ــ ٥) ولا تزال الظروف الفسيولوجية التى تدعو الى هذا الانحراف عن الحالة الطبيعية مجهولة .

السيتوبلازم

يتكون جزء كبير من الخلية النشيطة ، التى فى حالة مرستيمية أو جنينية ، من سائل متجانس نسبيا ، هو السيتوبلازم . ويحد هذا السيتوبلازم عند محيطة الخارجى غشاء بلازمى رقيق ، هو الذى يغلف جدار الخلية من الداخل أو يكون فى الحيوانات النطاق الخارجى للخلية . كما يحد السيتوبلازم من الداخل ، كلما لاصق النواة أو الفجوات أغشية أخرى مماثلة .

وهذه الأغشية أجزاء حية نشيطة من الخلية ، وهى انتقائية النفاذ . ويتوقف مرور المواد الذائبة خلالها على حجم وطبيعة الجزيىء النافذ وطبيعة الغشاء والحالة الفسيولوجية للبروتوبلازم داخل الغشاء .

ومع أن الغشاء لا يمكن رؤيته عادة بالمجهر الضوئى ، الا أنه يمكن التحقق من وجوده بوساطة البلزمة أو الضغط بابرة مجهرية الى الداخل ، حيث ان تخفيف الضغط يتيح للغشاء الرجوع الى وضعه السابق دون عطب كما أن التمزق البسيط للغشاء لا يلحق به ضررا مستديما ، حيث يقوم السيتوبلازم الموجود تحت الغشاء الممزق بترميم العطب مباشرة .

والغشاء البلازمى من حيث كيفية بنائه ، ذو طبيعة ليبيدية بروتينية مزدوجة فيعزى النفاذ السريع للمواد الدهنية الى داخل الخلية الى الطبيعة

الليبيدية للغشاء • على أن مرونة الغشاء تتطلب وجود عنصر ليفى وقد يتكون هذا العنصر من شبكة بروتينية من نوع ما •

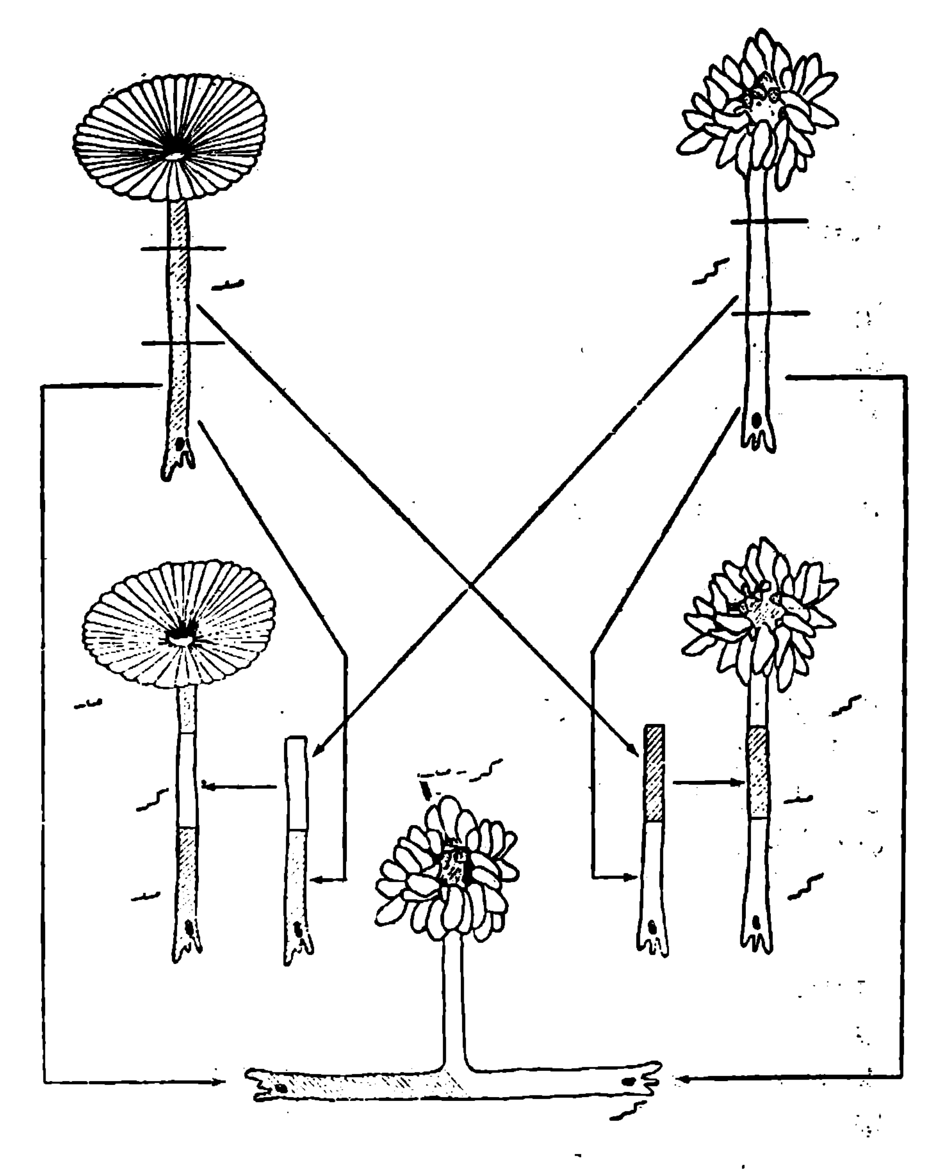
والسيتوبلازم ، من الوجهة الكيميائية ، نظام ذو تعقيد وتركيب يبعثان على الدهشة ، فبينما يعتبر البعض أنه غروى يعتبر البعض الآخر أنه علاوة على ذلك ذو تركيب ليفى مكون من سلاسل بروتينية وأغشية تحت مجهرية تكون فى مجموعها شبكة اندوبلازمية (كلود ١٩٥٦ ، جسترانج ١٩٥٦) • ولا حاجة بنا هنا الى بحث تركيبها الى أى مدى الا لكى نبين أنه توجد بها الانزيمات التى تحفز التفاعلات الكيميائية التى لا حصر لها والتى تجرى بالخلية • وفى أغلب الحالات ان لم يكن فى جميعها نجد هذه الأنزيمات فى داخل أو على سطح الأجسام الحبيبية الموجودة فى السيتوبلازم •

والسيتوبلازم ، أو بمعنى أصح البروتوبلازم نوع فريد فى أنه له القدرة على اكثار نفسه من المواد الذائبة العضوية وغير العضوية التى يدمجها فى تركيبه ، وهذه الظاهرة هى احدى الخصائص الأساسية للكائنـــــات الحية •

ولا يوجد السيتوبلازم ، ولا يستطيع أن يوجد ، منفصلا طويلا عن النواة • وقد بين هارفى ١٩٣٦ أن من الممكن تنشيط بيضة من قنفذ البحر نزعت منها النواة لتنقسم وتستمر فى الانقسام الى أن تصل الى كتلة تشمل ٥٠٠ خلية • غير أن هذه الخلايا (وبتسمية أدق ، توصف بأنها فصوص سيتوبلازمية) ليس لها القدرة على التميز ولا تلبث أن تموت مما يدل على أن النواة ضرورية للنمو والتكوين •

والنواة والسيتوبلازم يكونان معا نظاما فسيولوجيا متكاملا ، هو الخلية• وليس هناك شك فى أن الأحداث التى تجرى فى أحدهما تحدث أثرا فى الآخر ، الا أنه بالنظر الى كل منهما منفردا ، نجد أن السيتوبلازم هو الوسط المباشر الذى ترقد فيه النواة • وهو كذلك المادة العميلة التى تضفى عن طريقها الجينات ، وهى داخل النواة ، أثرها على الخلية بصفة عامة • وقد وضح هذا تماما من التجارب التى أجراها همرلنج (١٩٥٣) على الطحـــــلب اسيتابيولاريا (شكل ٢ ــ ٦) •

والاسيتابيولاريا طحلب وحيد الخلية كبير ، وله شبه جذر تقع فى داخله النواة وله قلنسوة تتميز عن طريقها أنواعه المختلفة • وقد بين همرلنج



شكل ٢ ـ ٦ : تمثيل تخطيطى لأثر النواة على التكوين فى الاسيتوبيولاريا . فبتطعيم جزء من ساق أ . مديترينيا على الجزء الشبيه بالجذر والذى يحتوى النواة من أ . كريناتا ، أو العكس ، تنتج قلنسوات من الطراز المميز للنوع الذى أسهم بالنواة . أما اذا طعم الجزءان الشبيهان بالجذر من النوعين والشاملان للنواة كل منهما على الآخر ، فان القلنسوة الناتجة تتكون من وريقات شعاعية سائبة كما فى أ . كريناتا ، ولكن أطرافها أكثر استدارة كما فى أ . مديترينيا .

أنه اذا طعم الجزء الذى تنمو منه القلنسوة من نوع على جذير نوع آخر ، فان القلنسوة الجديدة النامية يكون لها خصائص النوع المقابل للجذير الذى يحتوى النواة • ويبدو أن السيتوبلازم ليس له تأثير فى تعيين خصـــائص القلنسوة وذلك بالرغم من انتقال كثير من السيتوبلازم فى عملية التطعيم •

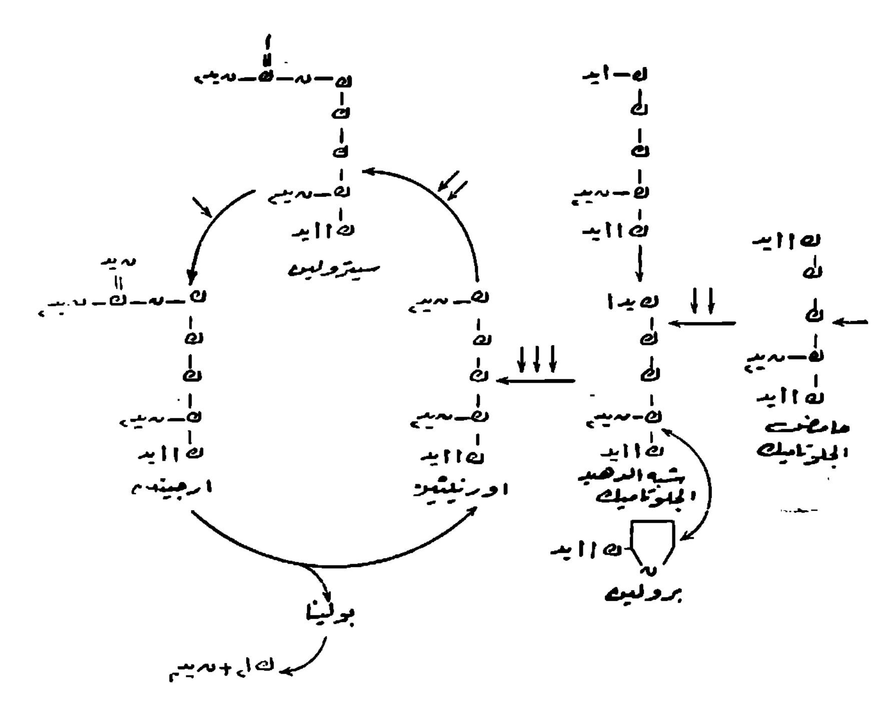
ومن ناحية أخرى فقد كان اهتمام باحث الوراثة بالسيتوبلازم فى العقد الأخير من السنين دليلا على أنه ليس من الممكن اغفال السيتوبلازم على أنه منطقة قاحلة وراثيا (كاسبارى ١٩٤٨) • فقد خصصت مصطلحات مثـل جينات بلازمية وجينات سيتوبلازمية للدلالة على وحدات سيتوبلازمية يعتقد أنها قادرة على التكاثر الذاتى وعلى تعيين الخصائص الوراثية تماما كالجينات النووية • ويشـير المصـطلح بلازمـون بصـــورة عـامة الى التجمعـات الكاملة من الوحدات الوراثية الموجودة بالسيتوبلازم • وبالأخص كما أوضحتها بحوث فـون فتشتاين (١٩٢٨) على الهـجن بين الأنـواع وبين الأجنـاس فى الحزازيات ، حيث يبدو أن للسيتوبلازم درجة معينة من الامكانيات الوراثية الذاتية بغض النظر عن التركيب الجينى للنواة •

وثمة نغمة من التحذير قد دخلت حديثا فى المناقشات الدائرة حول موضوع الوراثة السيتوبلازمية (شولتز ١٩٥٢) • حيث قد أمكن تعليل حالتين ، كان يبدو أنهما من الحالات المقطوع بها للوراثة السيتوبلازمية ، بنوع مخالف من التفسير ، وهاتان الحالتـان هما حالة العقم السـدائى فى الذرة (رودز ١٩٣٣) وحالة عامل كابا فى البرامسيوم اوريليا (سونيبورن ١٩٤٣)• فقد بين برير (١٩٤٨ ، ١٩٥٠ ثم برير ، وستارك ١٩٥٣) أن العامل كابا هو عبارة عن حبيبات يمكن رؤيتها مجهريا ولها خصـائص تقرب من خصائص الكائنات الشبيهة بالركتسيا وسلوكها داخل بعض سلالات البرامسيوم كسلوك عامل للعدوى غير ضار ، ومع أن تكاثرها واستمرار بقائها داخل الخلية محكوم جينيا الا أن نشأتها الذاتية داخل الخلية لم يمكـن جينيـا أو ســيتوبلازميا استحداثها من العدم • وفى سلالات أخرى يؤدى عامل كابا الى موت الخلية• أما عامل العقم السدائى فى الذرة الذى لم يمكن اسناده الى أى جين نووى فقد ظن جيبلمان (١٩٤٩) أنه حبيبى الطبيعة ، ولكن يبدو الآن أن ذلك غير محتمل • وانه لأكثر احتمالا أن يكون العقم السيتوبلازمى السدائى فى الذرة ـ ويعرف منه عدة سلالات مختلفة ـ ينطوى على تفاعل بين النواة والسيتوبلازم حيث تعرف جينات تضمن خصوبة اللقاح رغم وجودها فى سيتوبلازم يحمل عامل العقم •

ويدل المثلان السابقان على أن التمييز بين الجينات البلازمية والفيروسات السيتوبلازمية ينحصر فى التعريف الذى نضعه لكل منهما · فالفروق بينهما فى النشأة أى من حيث كون الأولى داخلية فى حين أن الثانية خارجية لايمكن أن يوفر أساسا قاطعا واضحا للتمييز بينهما حيث أنه يمكن بسـهولة عن طريق عملية المواءمة التطورية أن تستقر حالة المعايشة دون أن تكون هذه العلاقة ضرورية للعائل · وعلى هذا يجب أن يظل الوجود المؤكد للجينات البلازمية موضع الشك · على أنه يجب أن نعترف فى الوقت نفسه بأن مكونات أخرى سيتوبلازمية يبدو أن لها قدرة على الطفور والعمل المستقل· وسيناقش هذا الموضوع فيما بعد فى هذا الباب ·

وفى غياب برهان قاطع لوجود الجينات البلازمية فـان خـير اعتبـار للسيتوبلازم هو أنه الصلصال الخلوى الذى تشكله النواة · ولا يبلغ الناتج النهائى ، وهو الخلية ، الى هيئته النهائية نتيجة لعملية التشكيل فقط بل ونتيجة للمجموع الكلى للمكونات التى تدخـل فى تركيبه · ويجب عـلى أسـاس المعلـومات الجـارية أن نعتبـر الطبيعة النوعية للصلصال خاضعة لسيطرة الجينات ولو أنها تتحور نتيجة لما قد تستطيع البيئة أن تسهم به من تأثيرات · وقد تظهر ، أو قد لا تظهر ، قائمة جرد لما يوجد بالخلية من مكونات واختلافات كيميائية ترجع الى فروق وراثية · ولكن من المؤكد أن ذلك لن يعطى معلومات عن عمليات التشكيل ويرجع ذلك ، ببساطة ، الى أنه لا يمكن لمثل هذه القائمة أن تدل على التفاعلات المكانية أو الزمانية التى تحدث · وتشكل الطريقة التى تعمل بها الجينات حتى تصل الى التعبير المظهرى احدى المشكلات الرئيسية فى علم الوراثة · ولقد هوجم هذا الموضوع بطرق متنوعة ، ولكن لم تعط للآن أية واحدة منها تحليلا كاملا للعملية ، من الجين الى الناتج النهائى ، فى صورة تفاعلات كيميائية ·

فقد تناول بيدل ومعاونوه (بيدل ١٩٤٥) هذا الموضوع عن طريق استحداث طفرات تؤثر فى التفاعلات الكيميائية الحيوية فى عفـن الخبـز الأحمر نيوروسبورا كراسا (فاجنر وميتشل ١٩٥٥) · وقد أمكنهم بيان أنه يمكن ، فيما يختص بعمليات تمثيل الأحماض الأمينية والفيتامينات ، عرقلة مسالك تفاعلية معروفة ، مما يؤدى الى عجز الخلايا عن انتاج مواد ضرورية للنمو (شكل ٢ ـ ٧) · والمعتقد أن هذه التفاعلات ، التى تجرى على خطوات، تحكمها الانزيمات والتى تقع بدورها تحت سيطرة الجينات · ولم يوضح



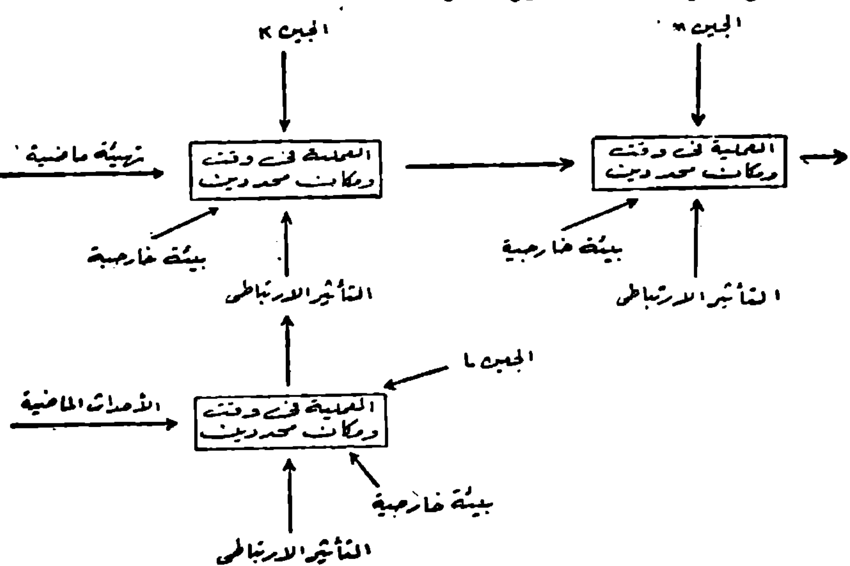
شكل ٢ ـ ٧ : مثل لسلسلة من التفاعلات الأيضية المحكومة بالجينات التى تقع فى سلالات الطراز البرى للنيوروسبورا • الأسهم الراسية المرسومة فوق الأسهم الدالة على التفاعلات تشير الى الجينات الطافرة التى تعرقل سلسلة الأحداث عند مواقع معينة لتمنع استمرار التخليق • وتسلك الجينات الطافرة ، فى حالة استعمال بيئة غذائية غير معوضة للعوز ، كطفرات مميتة • ولكن يمكن التغلب على مفعولها باضافة المواد الضرورية وهى الواقعة الى اليمين من العـــرقلة الوراثية •

تماما للآن ما اذا كانت العلاقة بين جين معين وانزيم معين هى علاقة مباشرة أو غير مباشرة •

وتجرى العمليات الكيميائية المحكومة على هذا النحو ، باديء ذى بدء ، داخل نطاق الخلية ، ولكن قد يكون أو قد لا يكون التعبير المظهرى النهائى مماثلا لها من حيث تحديد المكان • فمثلا ، يمكن فى الدروسوفلا ميلانوجاستر اكتشاف جين أصغر للجسم فى الخلايا المفردة ، بينما أن فعل الجين الذى يؤدى الى القزمية فى الفأر عن طريق نقص فى الغدة النخامية يشمل الجسم كله •

ولكى نجلو هذه المسائل جميعا ، يجب أن نفهم عمل الجينات النووية

فى تعيين ـ التركيب البنائى ووظيفة الخلايا ومما يبطىء تقدمنا فى هذاالاتجاه تعدد العمليات الخلوية المرتبطة والمطلوب تفهمها • ويهيىء الشكل (٢ ـ ٨) وصفا بيانيا للكيفية التى يمكن بها للعوامل الوراثية والعوامل البيئية تنسيق عملهما فى تعيين الصفات المميزة للفرد •

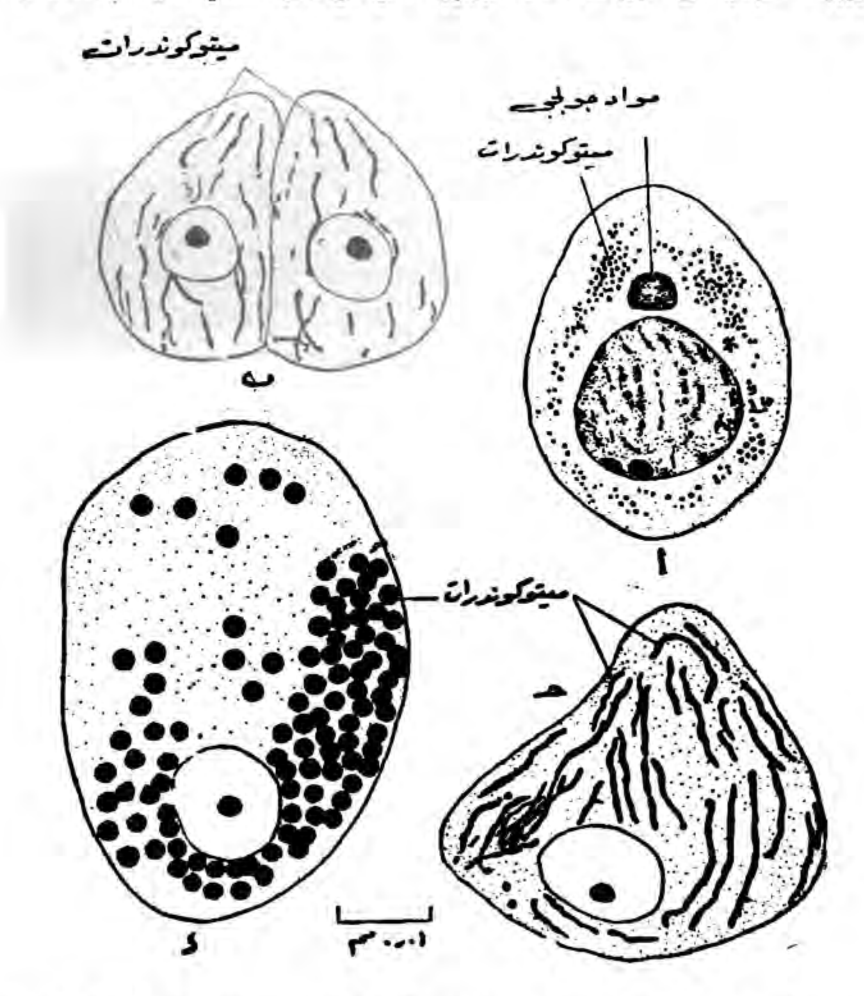


شكل ٢ ـ ٨ : مثل لما يحتمل أن تكون عليه العلاقة بين العوامل الوراثية والعوامل البيئية داخل وفيما بين الخلايا وبين أى عملية تكوينية • فالفعل المتناسق لجميع العوامل والعمليات هو الذى يحدد ، عند أية مرحلة من مراحل التكوين ، شكل ووظائف الكائن •

وأما لباحث علم الأجنة فان السيتوبلازم يعرض صورة أكثر تباينا حيث انه قد أمكن من وقت طويل ادراك وجود مناطق مميـــزة بصريا فى البيضات • ففى بعض اللافقريات البحرية يمكن رؤية المنطقة السيتوبلازمية التى ستعطى النسيج التوالدى ، قبل أن تبدأ البيضة الحديثة الاخصاب فى الانقسام • كما يدل تكوين أنظمه مختلفة تماما لأعضاء الجسم من خلايا متشابهة التركيب الوراثى فرضا ، وكذلك التوافق الذاتى بين الأجزاء التى يتكون منها الكائن فى أية مرحلة من مراحل نموه ، على أن السيتوبلازم هو نظام متكامل مرهف التوازن ، تتباين وظائفه مع اختلافات البيئة الداخلية والخارجية للكائن العديد الخلايا المتكـون • ومن المعـروف أن الهورمونات والمواد التأثيرية من نوع أو من آخر ، فى النباتات والحيوانات على السواء لها دور فى اخراج طابع النمو والتميز • ولكن لاتزال معلوماتنا الحالية ، كما هو الحال فى الوراثة الفسيولوجية ، عن العلاقات المتبادلة بين الميكانزمات المختلفة متقطعة وغير متكاملة •

الميتوكوندرات

تنتشر فى حرية خلال سيتوبلازم الخلايا التى ليست فى دور الانقسام أجسام دقيقة تأخذ شكل القضبان أو الحبيبات الكرية هى الميتوكوندرات (شكل ٢ ــ ٩) ، ويتراوح قطر أو طول الحبيبات من ٤ الى ٥ ميكــرونات ، ويهبط حجمها الى حبيبات تحت مجهرية لا يمكن رؤية الكثير منهاالاباستعمال



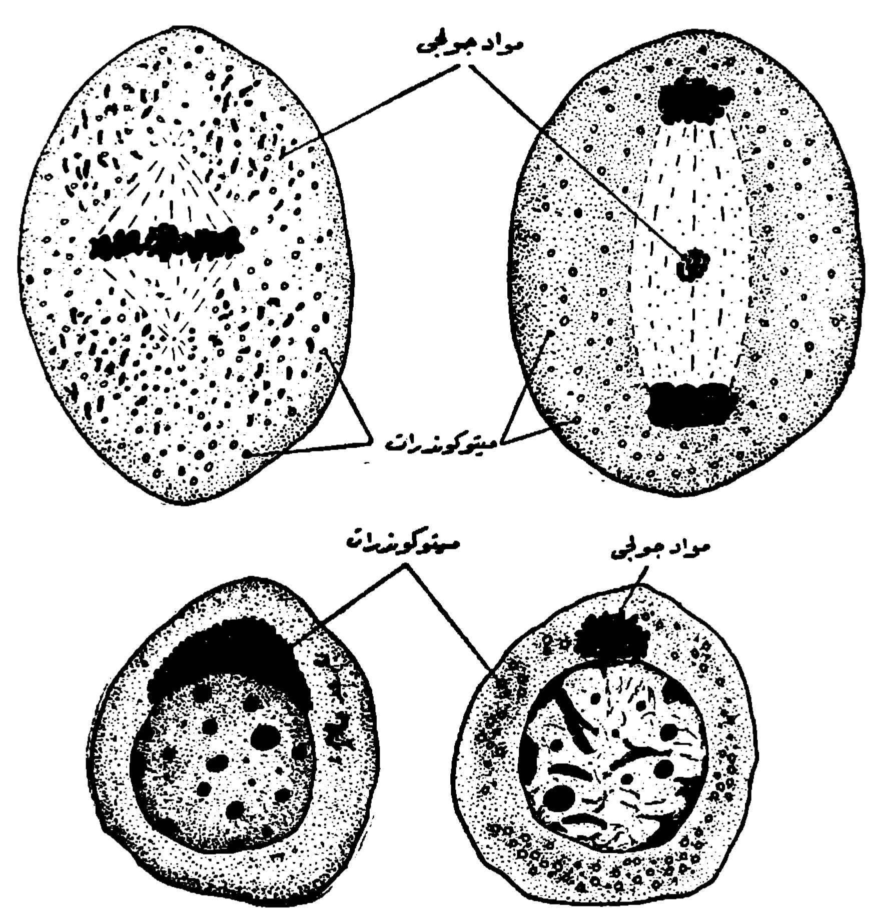
شكل ٢ ــ ٩ : الأشكال والأحجام المختلفة للميتوكوندرات كما تبدو (أ) فى الخلية الامية الابتدائية للاسبرمات فى الجرذ ، (ب) فى خلايا الكلية فى الثدييات ، (ج) و (د) فى خلايا الكبد فى السلحفاة فى طورين مختلفين للنشاط الحلوى ،

المجال المظلم من نوع الاضاءة · وتوجد الميتوكوندرات فى جميع طرز الخلايا الحية (هاكيت ١٩٥٥ وبالاد ١٩٥٢ و ١٩٥٣ وجستر اند ١٩٥٦ ب) · وتظهر هذه الحبيبات فى الخلايا الليفية بعد صبغها بأخضر ياناص كخيوط رفيعة طويلة يصل طولها الى عدة مرات من طول الخلية · ومـع أن الشكل والحجم اللذين تتخذهما الميتوكوندرات قد يختلفان الى درجة كبيرة فى الكائن الواحد العديد الخلايا الا أن خصائصهما المورفولوجية ثابتة نوعا ما للطراز الواحد من الخلايا ، كما أن نشاط الخلية قد يحدد شكل هذه الحبيبات وقد تختفى تدريجا فى الخلايا التى فى أدوار الشيخوخة ·

وفى الخلايا الحية تعرض الميتوكوندرات حركة براونية واضحة ، ومع أن الاعتقاد السائد أنها تتوزع عشوائيا خلال السيتوبلازم فانها كثيراماتوجد متجمعة حول أنوية الخلايا التى يجرى فيها الأيض بنشـاط · كما أنها قد تنتظم فى توجيهات معينة توحى بأنها تمتد بمحاذاة خطوط سريان أوانتشار المواد التى يبدو أنها تجول خلال السيتوبلازم (بوليستر ١٩٤١) ·

وفى أثناء الانقسام الخلوى ، قد تقوم الميتوكوندرات ببعض تحركات معينة (مناورات) · ففى الخلايا الامية للاسبرمات فى كثير من الحيـوانات تنجذب نحو السنتروسوم حيث تتجمع فى كتلة كثيفة (شكل ٢ ــ ١٠) · أما فى النباتات فقد تظهر فى تجمعات واضحة لها حول قلنسوتى القطبين · ومع تقدم الانقسام الخلوى ، يختلف سلوك الميتوكوندرات ويتوقف ذلك على نوع الكائن · ففى بعض الحشرات المعينة تكون الميتوكوندرات غـلالة حول المغزل تقسمها عملية الاختناق لتكوين الخليتين الشقيقتين الى قسمين متساويين تقريبا · وفى العقرب سنترورس تتكون حلقة من المواد الميتوكوندرية تاخذ فى النهاية مكانا وسطا بين مجموعتى الكروموسومات فى الدور الانفصالى ثم تنشطر الحلقة نتيجة للاختناق الى شطرين (ويلسون ١٩٢٥) · وفى الخلايا الامية البوغية فى نبات السرخس ، أونوكليا سنسبيليس تتكون أيضا حلقة من الميتوكوندرات ولكن بدلا من اتخاذها الوضع الذى تأخذه فى العقرب فانها تحيط بالمغزل عند القرص الاستوائى حيث تشطرها الصفيحة الخلوية الى حلقتين (مارنجو ١٩٤٩) ·

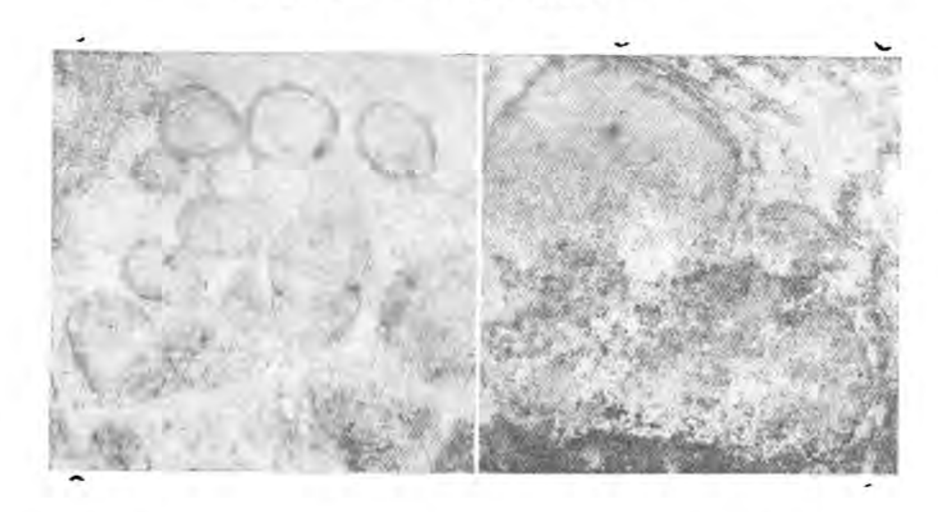
وللآن ، لايزال الغموض يكتنف منشـأ الميتوكوندرات ، وتعتـرض دراسة نشأتها صعوبات فنية لم يمكن التغلب عليها بعد حيث انها تتدرج



شكل ٢ ـ ١٠ : توزيع الميتوكوندرات ومواد جولجي في الخلايا المختلفة • الدور الاستوائي الأول (أعلى الى اليسار) ، الدور الانفصالي الأول (أعلى الى اليمين) ، في الخلايا الامية للاسبرمات في الجرذ • وفي الدور التمهيدي الأول المبكر (اسفل الى اليسار) ، وفي الدور التمهيدي الأول الوسطى (أسفل الى اليمين) ، في الخلايا الامية للاسترمات في الخنزير •

في حجمها الى ما دون حدود المجهر الضوئي وقد دل عدد من الدراسات على أن الميتوكوندرات يمكنها زيادة عددها عن طريق الانقسام البسيط ، غير أنه لم يتقرر للآن ما اذا كان من الممكن لها أن تنشأ تلقائيا من جديد ، ولو أن هذا يبدو ، في الوقت الحاضر ، رأى بعيد الاحتمال •

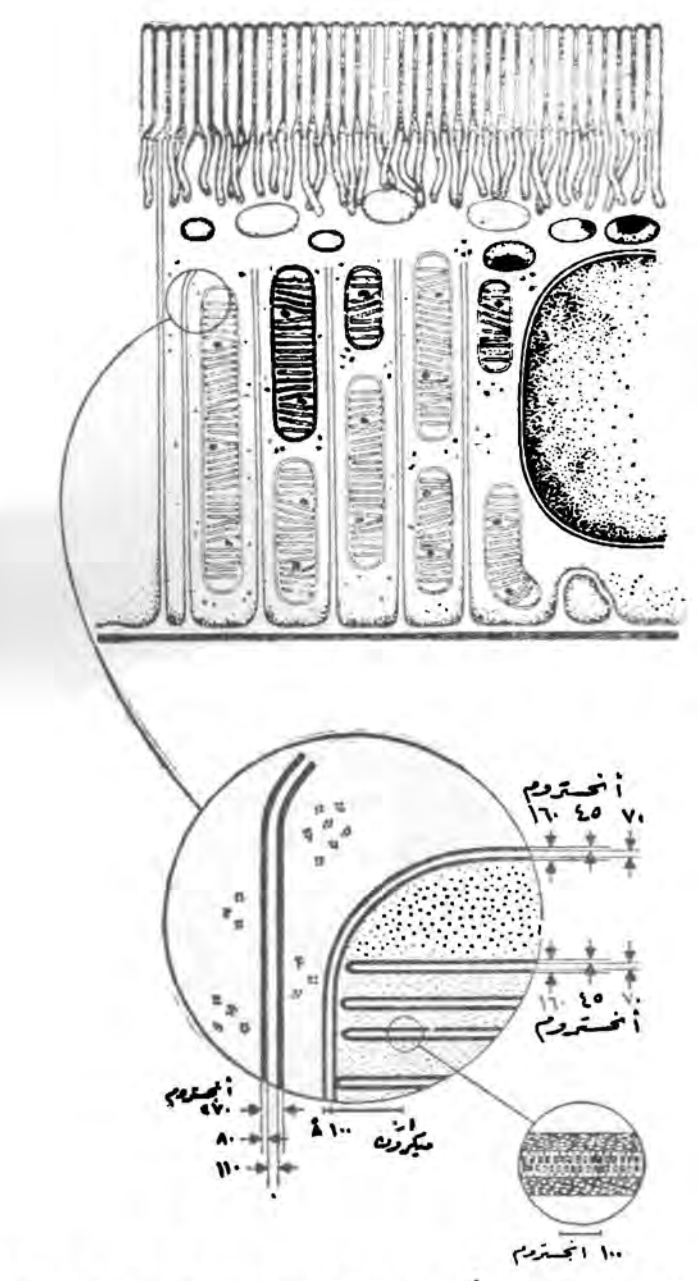
والميتوكوندرات أثقل من السيتوبلازم حيث انها تندفع الى الجزء القاعدى من الخلية أثناء تعريضها للقوة المركزية الطاردة أما عن كيفية بنائها فيبدو



شكل ٢ ـ ١١ : ميتوكوندرات من خلايا طلائية فى الفار · تبين تلك التى الى اليسار العروف الداخلية ، والتى الى اليمين لا يتبين بها أى تميز داخلى · ومازلنا فى حاجة الى تحديد ما اذا كانت العروف تظهر وتختفى تبعاً للحالة الأيضية للميتوكوندرات ·

أن لها قشرة من الليوبروتين تحيط بلب داخلى من البروتين ، فى حين يخترقها عرضيا جدران تبرز من الجوانب الى الداخل (العروف الميتوكوندرية) لتعطى لكل حبيبة منها مساحة سطحية داخلية متزايدة الى درجة كبيرة (شكلا ٢ ـ ١١ و ٢ ـ ١٢) · على أنه يكون من الخطأ أن نعتبر الميتوكوندرات ذات تركيب بنائى ثابت ، حيث ان دراسات الخلايا الحية (شكل ١ ـ ٤) تدل على امكان تغير الشكل والحجم بسرعة ، مما يشير الى تركيب بنائى أكثر مرونة مما نستخلصه من دراسات المجهر الالكترونى ·

وأجريت دراسة وافية للطبيعة الكيميائية للميتوكوندرات ، فوجد كلود (١٩٤١ و ١٩٤٦ و ٩٤٩ و ١٩٥١) عن طريق الطرد المركزى التفاضلى أنه يمكن أن يفصل من الطحين النسيجى المتجانس نوعان أساسيان من المكونات السيتوبلازمية الحبيبية ، وأكبرهما حجما الميتوكوندرات والحبيبات الافرازية ، وتتراوح أقطارها بين ٥ر٠ الى ٢ ميكرون ويحتمل أن تكون الأخيرة وهى المعروفة بحبيبات بنزلى ، نوعا متخصصا من الميتوكوندرات بيد أنه توجد أيضا حبيبات أخرى كبيرة · وتتميز الميتوكوندرات بأن لها غشاء نصف نفاذ يحيط بها وتستطيع بوساطته أن تتجاوب أزموزيا لما يحدث



شكل ٢ ـ ١٢ : التركيب البنائي للميتوكوندرات فى خلية من الأنبوبة الملتوية فى كلية الفأر · (أعلى) النواة الى اليمين وحافة فرشائية (هدبية) من فوق والميتوكوندرات محصورة بين أغشية السيتوبلازم داخل الخلية · (الوسط) تكبير للمساحة المحاطة بدائرة فى الشكل العلوى مبينا الغشاء السيتوبلازمى داخل الخلية وجزء من ميتوكوندرات مع عروقها الداخلية · (أسفل) تكبير لعرف مبين تركيبها الطباقى البروتينى الليبيدى حيث يقع البروتين الى الخارج والليبيد الى الداخل · الابعاد مبينة بالأنجستروم ·

من تغيرات فى تركيز الأملاح • أما كيميائيا ، فتحتوى الميتوكوندرات على ليبيدات (نحو ٢٥ ـ ٣٠٪ من وزنها ، ثلثاها من الفوسفوليبيدات) ونويتيدات وفلافينات وحمض نووى من النوع الريبوزى ، ثم عدد من الانزيمات الهامة مثل اكسيداز السيتوكروم والأكسيداز السكسينى وسيتوكروم ج ، واكسيداز حامض د ـ أمينووأنواع مختلفةمنالفوسفوتازات وأكسيدازات الأحماض الدهنية وانزيمات أخرى خاصة بنظام دورة كربز • وواضح أن الميتوكوندرات هى مرأكز للتنقلات الأيونية والانتفاع بالاكسجين كما أنها هى الوحدات البنائية التى يجرى بداخلها أجزاء كبيرة من عمليات الأيض وعمليات الابتداء الخاصة بالخلية • ولا يعرف ما اذا كانت الميتوكوندرات تحتوى على جميع هذه الانزيمات أم أن هناك أنواعا كثيرة من الميتوكوندرات بيد أن معاملة خلايا الحميرة باكريدينات معينة يتلف جزءا من النشاط الكيميائى للخلية الذى يعرف أنه متصل بالميتوكوندرات (افروسى وهوتنجر ١٩٥١) •

أما الحبيبات الصغرى ويطلق عليها حبيبات كلود أو الميكروسومات فيتراوح قطرها من ٦٠ الى ٢٠٠ ملليميكرون ، ولذا فهى لا يمكن رؤيتها بالمجهر الضوئى• وتكونهذه الميكروسومات الستار الخلفى المحب للصبغة من المادة الأساسية السيتوبلازمية ، وهى غير متجانسة منحيث طبيعتها حيث قد وصفت منها عدة طرز ويعتبر بالاد وسيكفتز ١٩٥٦ ، بناء على دراساتهما لها بالمجهر الالكترونى ؛ انها تلتصق بالشبكة الاندوبلازمية أو بجزء منها (شكل ٢ ـ ١٣) • ومع انها تنتفخ بالماء عند وضعها فى محاليل دونها ازموزيا فانه لم يتبين وجود غشاء محدد لها ، كما لا يوجد بها عروف بارزة داخلها • وأربعون فى المائة من وزنها ليبيدات وثلثاها فوسفوليبيدات هذا الى جانب أنه يتركز فيها جزء كبير (٦٠٪) من الأحماض النووية الريبوزية الموجودة فى الخلية كلها •



شكل ٢ ـ ١٣ : التركيب البنائى للسيتوبلازم فى خلايا الكبد فى الجرذ كما يظهرها المجهر الالكترونى مبينا الشبكة الاندوبلازمية مع توجيهها المميز الى حد ما والحبيبات المتصلة بها (الميكروسومات) • التى يتراوح قطرها مابين ١٠٠ر٢٠٠ انجستروم

وبالرغم من تقرير وجود نشاط للاستراز وردكتاز DPN- سيتوكروم وتكوين التخثر فانه لا يعرف لهذا الجزء من السيتوبلازم وظائف خاصة . وتشير الحقيقة الواقعة بأنها تكون حوالى خمس كتلة الخلية من حيث الوزن الا أنه لا بد أن يكون للميكروسومات دور هام فى النشاط الطبيعى للخلية بينما يدل التركيز العالى للأحماض النووية الريبوزية فيها على نشاط فى ابتناء البروتين .

النـــــواة

النواة فى الخلايا المصبوغة هى أكثر الأجسام التى فى داخل الخليـة وضوحا ولفتا للنظر . وعموما تظهر النواة بالخلايا النشيطة فى الانقسام على شكل كروى غير أنها قد تتخذ أشكالا متنوعة فى خلايا بعض الأنسجة التى تم تميزها . فكرات الدم البيضاء المتعددة لأشكال النـويات الموجـــودة بدم الانسان قد أخذت اسمها من نوياتها الكثيرة التفصص . وكذلك فان خلايا الغدد الغازلة ، فى يرقات كثير من الحشرات ، نوياتها كثيرة التفرع والتفصص .

أما فى الخلايا الحية فقد تظهر النواة ، فى دور ما بين الانقسامين ، نفس الخواص البصرية التى يظهرها السيتوبلازم ، مما يجعل رؤية تفاصيلها البنائية عسيرة . غير أن درجة كسر النواة للضوء تزداد مع دخــول الخلية فى طور الانقسام ، مما يسمح باجراء دراسات للسلوك النووى فى الحالة الحية . ولقد استعمل بنجاح لهذا الغرض الشعر السدائى لنبـــــات الترادسكانتيا والخلايا العصبية والخلايا الامية للاسبرمات فى النطاطوأنواع مختلفة من الخلايا الحيوانيـــة فى مزارع الأنسجة . وقد كان مجهر تباين الطور الضوئى وسيلة مفضلة فى مثل هذه الدراسات .

وترجع قدرة النواة على الاصطباغ الى مادة الكروماتين الموجودة بها وهى مادة تتحد فى يسر وسرعة بمجموعة من الأصباغ القياسـية ، مثـل الهيماتوكسلين والكـارمين والبنفسـج المتبلور والاورسـين وأخضر الميثيـل والفوكسين القاعدى . وتفاعل الكروماتين مع الفوكسين القاعدى ـ وهىظاهرة تشتهر باسم تفاعل فولجين أو التفـاعل النووى ـ ينتج عن أن الفوكسـين

القاعدى له نزوع وتجاذب نوعى للمجموعات الالدهيدية التى تنكشف بعد التحلل المائى للحامض النووى الديزوكسى ريبوزى الذى يكون جزءا كبيرا من الكروماتين · والكروماتين هو المادة الوراثية فى النواة ، ويبدو فى النواة المصبوغة للخلايا غير المنقسمة كنسيج شبكى دقيق الخيوط أو كشبكية · ويمتلىء الجزء الباقى من النواة بسائل لا لون له وغير قابل للصبغ ، ويعرف بالعصير أو السائل النووى أو اللقب النووى ·

واستخدام المثبتات والصبغات يجعل التفاصيل التركيبية النووية أكثر وضوحا منها فى الحالة الحية مما جعل أكثر الدراسات السيتولوجية يجرى على مواد تعامل بطريقة خاصة لكى تظهر تركيبات معينة · ومع وجـود أسباب قوية تحمل على الاعتقاد بأن الكروماتين فى النواة ، التى فى دور ما بين الانقسامات ، يكون فى حالة تشتت وتميؤ مما يجعل « التثبيت » غير مناسب ، فقد تبين أن تثبيت الخلايا وهى فى حالة انقسام يعطى صورة معقولة ، قريبة من الصحة ، للتركيب البنائى للكروماتين · وقد تدعم هذا أيضا من دراسات الخلايا الحية بمجهر تباين الطور الضوئى ·

وتظهر بالنواة المصبوغة ، بالاضافة الى الشبكة الكروماتينية ، أجسام مستديرة داكنة ، واحد أو أكثر فى النواة الواحدة (شكل ٢ ــ ٢) · وهذه الأجسام هى النويات (المفرد نوية) وتدل الكيفية التى تصطبغ بها النويات



شكل ٢ ــ ١٤ : الهيتروبكنوزية فى كروموسومات النبات الحزازى بليا ابيفللا · (أ) فى الدور التمهيدى · (ب) فى الدور النهائى المتأخر · الحالة البكنوزية معرفة بأرقام تستمر الى الدور البينى لتكوين ما كان يعرف سابقا بالبروكروموسومات أو بادئات الكروموسومات ·

على أنها غنية فى الهستونات ، وهى بروتينات منخفضة فى وزنها الجزيئى وكذلك فى محتواها من الحامض النووى الريبوزى • ويعرف أيضا أن النويات تتصل بمناطق معينة من الكروماتين تعمل بطريقة ما كمنظم للمادة النووية •وتكشف الصور المجهرية الالكترونية أن النويات ، من حيث كيفية بنائها ، ذات طبيعة ليفية . غير أن هذا لم يتبين صحته فى جميع النويات أو فى جميع مراحـل تكوينها •

كما قد توجد أجسام أخرى فى نويات بعض الأنواع فى دور مابين الانقسامات وتكون هذه الأجسام عادة عديدة • وقد أطلق عليها اسم بادئات الكروموسومات وذلك أنه كان يعتقد أنها المواد السبقية للكروموسومات أى الأجسام الانشائية التى يحقق فيها الكروماتين تكوينه أثناء الانقسام • ويسود الاعتقاد الآن أن بادئات الكروموسومات هذه أو الكروموسومات ، كما سماها البعض ، هى أجزاء متخصصة من الكروماتين • تختلف عن باقيه فى كونها تصطبغ بلون داكن فى دور ما بين الانقسامات • ويمكن تبينها بسهولة فى الخلايا الخضرية لكثير من النباتات مثل النبات الحزازى بليا (شكل ٢ ــ ١٤) والطماطم والامباتينز ، وكذلك فى الأدوار الأولى للانقسام الميوزى فى كثير من الكائنات • وتعرف هذه الحالة بالهيتروبكنوزية ، وهى حالة يعرضها أيضا الكروموسوم X فى الخلايا الأمية الأسبرمية فى النطاط • وظاهرة الخروج عن الطور هذه يختص بها نوع معين من الكروماتين يعرف بالهيتروكروماتين • وتشير الأدلة على أن الهيتروكروماتين خال نسبيا من الطراز العادى من الجينات الموجود باليوكروماتين الذى يكون الجزء الأعظم من غالبية الكروموسومات على أنه يمكن بيان أن الهيتروكروماتين ليس خاملا وراثيا عن طريق طبيعة هذه الكروموسومات فى تعيين الجنس ، كالكروموسوم X فى النطاطات وكذلك بالتأثيرات الأخرى والتى سوف تعالج فى أبواب قادمة •

ومن زمن ، تعتبر النواة مركز السيطرة على الخلية ، حيث تحـــدث الجينات آثارها فى تناسق محكم بعضها مع بعض • وكذلك فانه من المسلم به بوجه عام أن ما يسمى « حالة راحة » للنواة ان هو الا طورها النشـــيط وراثيا من حيث تأثيراتها على التميز والتكوين • ومعذلكفان النواة فىنظر باحث الفسيولوجيا ان هى الا أرض جدباء خاملة ظلت غير قابلة للدراسة تجريبيا وذلك فيما عدا التغيرات المورفولوجية التى تطرأ على الكروموسومات أثناء انقسام الخلية • وذلك لأن النواة حينما تتفاعل مع العوامل التجريبية

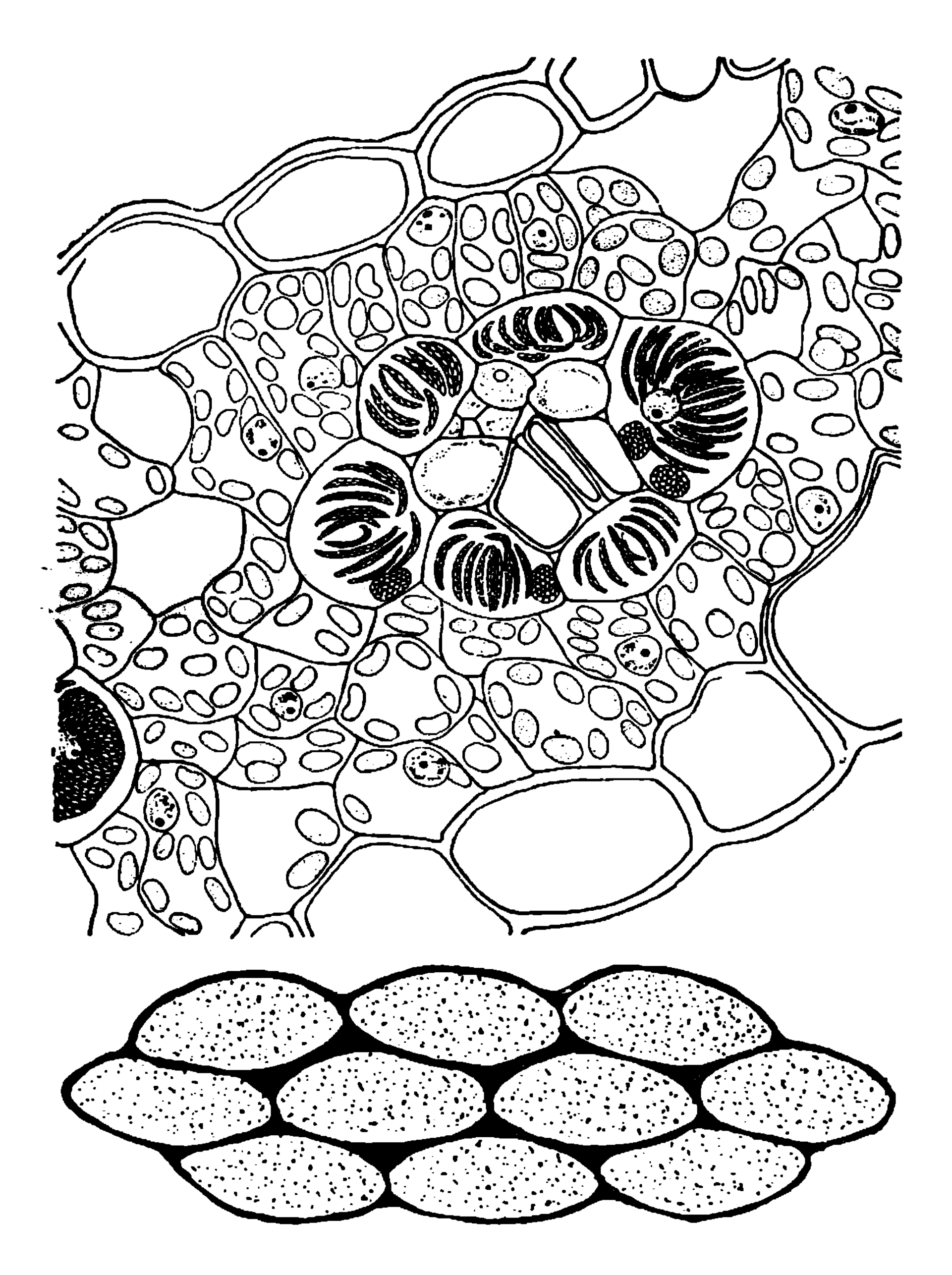
تتفاعل أيضا مع سيتوبلازم تغيرت حالته ويجب أن تؤخذ الظواهر الناتجة في الاعتبار طبقا لذلك ٠

ومع هذا فقد أمكن جمع بعض الحقائق بعد أن سمحت الطرق والوسائل الفنية (تكنيك) ، الخاصة بتفكيك وهرس الخلايا وتعريضها لفعل القوة المركزية الطاردة ، بفصل النويات خالصة من السيتوبلازم (داونس ١٩٥٤) وظهر أن هذه النويات هي والنوية أيضا تتأثر أزموزيا فتنكمش أو تنتفخ كلما تغيرت القوة الازموزية في السيتوبلازم ٠ ولكن هذا يحدث فيهما بدرجة أقل من السيتوبلازم ويؤخذ من هذا أنهما أكثر لزوجة منه وذلك ما دلت عليه أيضا وسائل تجريبية أخرى مثل الطرد المركزى ٠ وعلى النقيض من السيتوبلازم ، لا نجد بالنواة فجوات ، غير أنه يبدو أن النوية قد تصبح أحيانا ذات فجوات ٠ وليس للغشاء النووى القدرة على اصلاح ما قد يحدث به من عطب بالسهولة التى يستطيعها الغشاء البلازمى ٠ومن الممكن أن يعزى هذا الى كيفية بناء الغشاء الذى يعتبره بعض الباحثين أنه لا يعدو أن يكون حدا طوريا ٠ غير أن المجهر الالكترونى يبين أن الغشاء له بناء تركيبى معين ٠ ومن ناحية أخرى فان الغشاء النووى ـ مهما كانت طبيعته ـ يحمل شحنة موجبة فى حين أن الكروموسومات ذات شحنة سالبة كما يتبين من سلوكها عند وضعها فى مجال مغنيطى ٠

وقد وجد عدد من الانزيمات فى النويات المعزولة الا أنها ليست بالعدد ولا بالتنوع الذى توجد به فى السيتوبلازم كما أنها لا تختلف فى طبيعتها فى شيء عن تلك التى تعرف أنها انزيمات سيتوبلازمية ٠

البلاستيدات

يوجد بداخل خلايا النباتات الخضراء أجسام واضحة لا يمكن مهما بالغنا فى وصف أهميتها ايفاؤها حقها من التقدير وهذه الأجسام هى البلاستيدات الخضراء التى تتصل اتصالا وثيقا بعملية التمثيل الضوئى (ميلثالر ١٩٥٥) أما شكلها وحجمها اللذان يختلفان كثيرا من نوع الى آخر فهما من خصائص النوع الذى توجد فيه غير أنه لا يتحتم وجودها فى جميع أنسجة هذا النوع المعين (شكل ٢ ــ ١٥) ٠

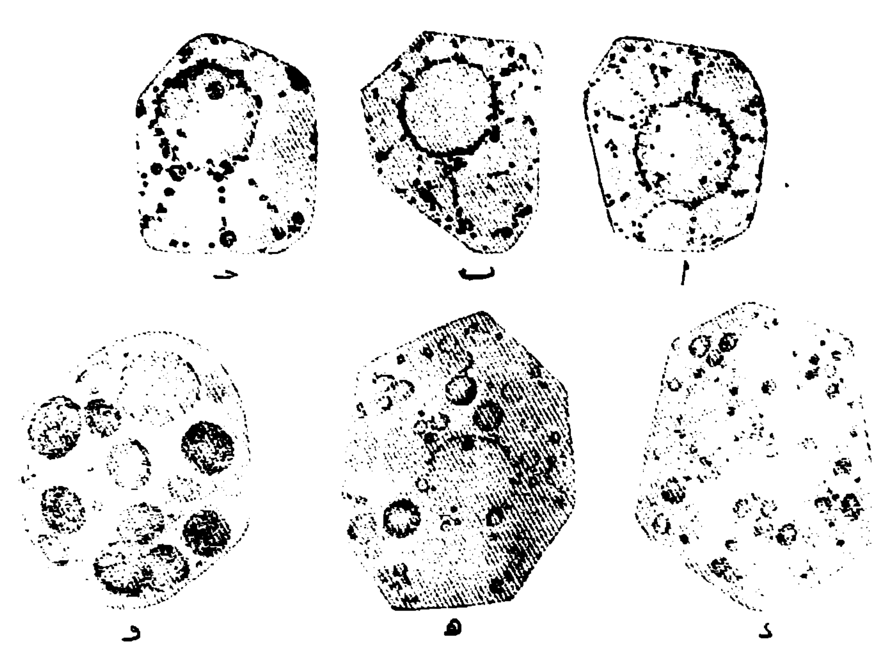


شكل ٢ ـ ١٥ : البلاستيدات فى ورقة الذرة . (أعلى)بلاستيدات بيضية الشكل حاوية للنشا داخل خلايا الطبقة البارنشيمية المفردة المحيطة بالحزمة الوعائية وكذلك البلاستيدات ذات الشكل المتميز فى الخلايا الدعامية الخارجية . (أسفل) بلاستيدة بيضية الشكل تبين ترتيب حبيبات النشا بها . تحتوى كل بلاستيدة على ٢٠ حبيبة تقريبا .

وتوجد أنواع أخرى من البلاستيدات غير البلاستيدات الخضراء فالبلاستيدات البيضاء وهى عديمة اللون توجد فى كثير من الأنسجة التى لا تتعرض للضوء ، ففى درنات البطاطس مثلا تتحول الى بلاستيدات متخصصة « بلاستيدات نشوية » تقوم بتكثيف السكر السداسى الى نشا • وهذه الوظيفة ليست مقصورة بأية حال على البلاستيدات البيضاء • فالبلاستيدات الخضراء التى توجد فى خلايا الغلاف البارنشيمى لورقة نبات الذرة وكذلك نباتات أفراد تحت عائلة البانيكويدى من النجيليات ، تصنع النشا ولكنها على ما يظهر لا تعمل فى التمثيل الضوئى (رودز وكارفالو ١٩٤٤) • ويظهر أن حبيبات النشا تتكون فى فجوات داخل البلاستيدة وقد تحتوى البلاستيدة على عدد من الحبيبات يصل الى أربعين حبة • أما البلاستيدات الملونة التى توجد في الثمار والأزهار فانها تحتوى على مواد ملونة كالكاروتين والزانثوفيل اللتين توجدان أيضا فى البلاستيدات الخضراء حيث يبدو أنهما تشتركان مع الكلوروفيل فى عمليات التمثيل الضوئى • أما البلاستيدات الزيتية فيبدو أنها بلاستيدات بيضاء متخصصة •

ويظهر أن الطرز المختلفة من البلاستيدات متماثلة النوع بعضها مع بعض فيمكن لكل طراز منها أن يتحول الى الطراز الآخر • فمثلا اذا تعرضت لضوء الشمس البلاستيدات النشوية فى درنة البطاطس النامية فسرعان ما يتكون بها الكلوروفيل وتعمل كبلاستيدة خضراء • وتسلك البلاستيدات داخل الخلايا مسلك الأجسام ذات القدرة على التكاثر الذاتى ولو أنها ليست بالضرورة مستقلة تماما ، وتتوزع بطريقة عشوائية تقريبا أثناء الانقسام الخلوى أما فى الأنواع التى لا تحتوى فيها الخلية على غير بلاستيدة واحدة ، كما فى كثير من أنواع الطحالب فان البلاستيدة تنقسم الى اثنتين مع كل انقسام للنواة والسيتوبلازم • وفى النباتات الراقية يتزايد عدد البلاستيدات الخضراءفيها عن طريق عملية انقسام بسيطة للبلاستيدات ، غير أن هذا الانقسام ليس مرتبطا من حيث الزمن مع انقسام الخلية ككل •

وهناك بعض الاختلاف فى الرأى من حيث علاقة البلاستيداتبغيرها من مكونات السيتوبلازمفهناك أجسام تسمى « بادئات البلاستيدات » تتدرج فى الحجم تدرجا يصل الى حجم البلاستيدات العادية (شكل ٢ ــ ١٦) مما يدل على أن البلاستيدات تنشأ من جسيمات أصغر حجما منها • ولايزال منشأ بادئات البلاستيدات موضع شك • ولكن هناك اعتقادا بأنها متماثلة أو مشتقة من الميتوكوندرات والتى تتشابه معها فى الشكل والحجم • ويساند



شكل ٢ ــ ١٦ : تكوين البلاستيدات الخضراء من البروبلاستيدات فى خلية من الميزوفيل فى الذرة ٠

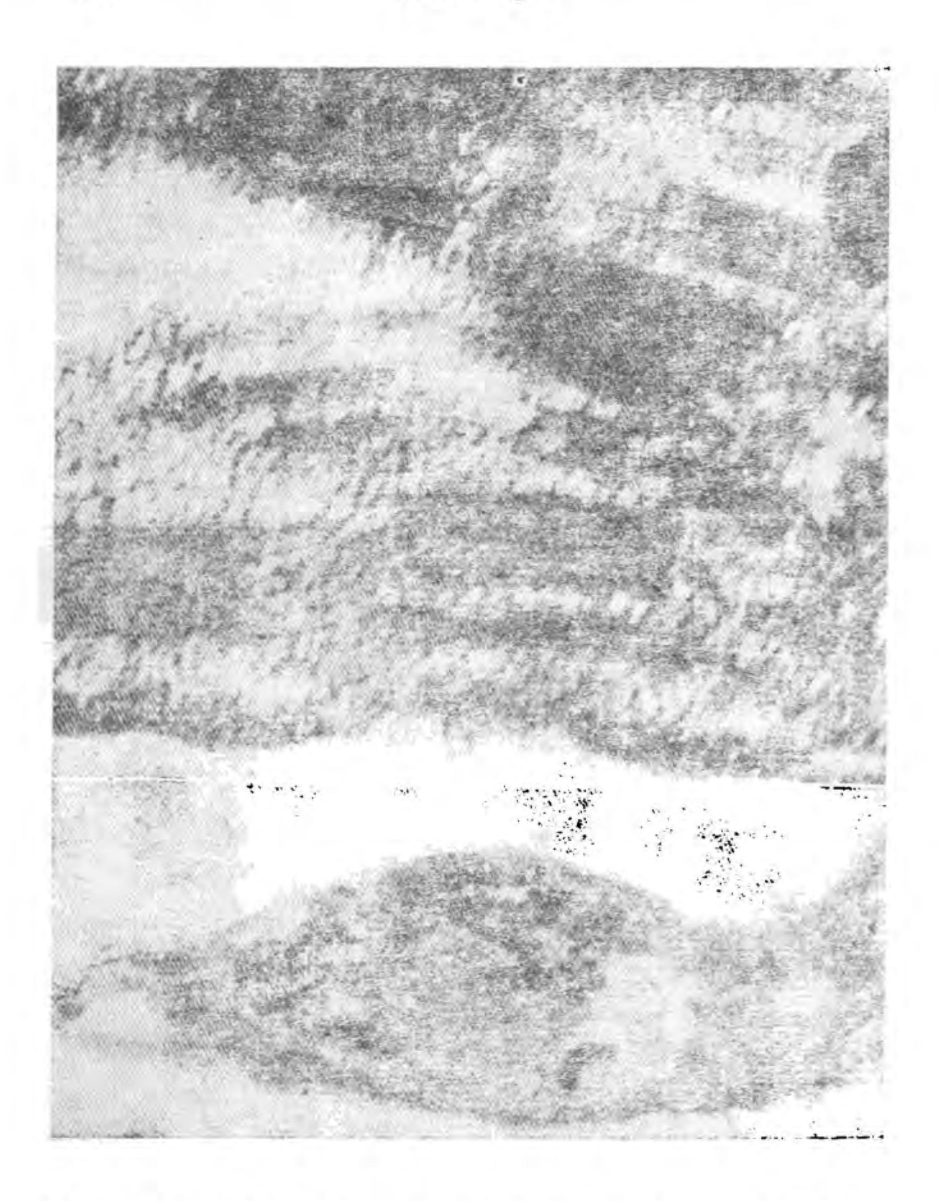
هذا الاعتقاد جزئيا التماثل فى التركيب الكيميائى الموجود بين البلاستيدات والميتوكوندرات ٠ فالى جانب ما بالبلاستيدات من صبغات فانها كالميتوكوندرات يتكون غالبها من البروتين الليبيدى ٠ فقد أعطت البلاســتيدات الخضراء المأخوذة من أوراق الاسفاناخ ٥٦٪ من البروتين و ٣٢٪ من الليبيدات(فراى ويسلنج ١٩٤٨) وهى أرقام لا تختلف كثيرا عن لبيانات الخاصة بالتركيب الكيميـائى للميتوكوندرات ٠ والبلاســتيدات فوق ذلك غنيـة فى الأنظمة الانزيمية حيث أمكن التعرف فيها على انزيمات آكسدة عـديد الفينـــول وأنزيمات نزع الهيدروجين وأنزيم آكسدة السيتوكروم وأنزيمات الفسفرة وأنزيم تحليل الماء الى جانب غيرها من الانزيمات (واير ، وستوكنج ١٩٥٢) ٠ ومن ناحية أخرى فان هذه الأجسام قد تحوى قليلا أو لاتحوى شيئا من الحامض النووى الريبوزى الموجود بوفرة فى الميتوكوندرات والميكروسومات ٠ والى جانب معرفتنا أنه يمكن للبلاستيدات الطافرة أن تنتقل دون تغير من جيل الى آخر ، فان الدليل السابق يشير الى أحد اثنين ، اما أنها ليست متماثلة مع الميتوكوندرات واما أنهـا لا تنشـأ من جديد فى كل جيـل خلوى من جسيمات سيتوبلازمية أقل درجة فى تميزها ٠

يتركز اهتمام باحث الوراثة السيتولوجية بتركيب البلاستيدات وسلوكها ، حول الحقيقة المعروفة بأنه توجد أنواع كثيرة من تغيرات الكلوروفيل والبرقشة ، والى جانب أنها تستخدم كعوامل وراثية واسمة نافعة فانها أيضا ذات فائدة فى تقرير ما اذا كان فى مقدور البلاستيدة أن تعمل داخل السيتوبلازم كجسم ذاتى الاستقلال ، وأنه تابع دائما للسيطرة الجينية فلقد درس وراثيا الكثير من التغيرات الخاصة بالكلوروفيل فى نبات الذرة وهى تتدرج من حيث لون الورقة من الأبيض الى الأصفر ثم الى درجات مختلفة من الأخضر ووجد أنها تتبع وراثة مندلية بسيطة • ويظهر أن الجينات الطافرة تخلق حالة سيتوبلازمية غير ملائمة للتكوين الكامل للبلاستيدات والتأدية التامة لوظيفتها • وغالبا ـ ولكن ليس دائما ـ ما يرتبط حجم البلاستيدة بما ينتج فيها من كلوروفيل (شفارتز ١٩٤٩) •

وفى الطرز الطافرة المختلفة ، تبدو بادئات البلاستيدات طبيعية (عادية) ولكن التركيب العاملى الخاص بكل منها يمكن أن يؤدى الى حدوث نقص كلوروفيلى والى بلاستيدات شاذة نتيجة اما لتأخر فى تكوينها أو لوقوع اضمحلال بها •

وتدل الدراسات الحديثة الخاصة بكيفية بناء البلاستيدات الخضراء ، على أنها كالميتوكوندرات معقدة التركيب الداخلى (شكل ١ ـ ٢ و ٢ ـ ١٧) (ليون ١٩٥٦ وفون فتشتاين ١٩٥٤ و ١٩٥٦ وليون وفون فتشتاين ١٩٥٤ وشتينمان وجستراند ١٩٥٥ وستابى وفون فتشتاين ١٩٥٥) • ويتكون جسم البلاستيدة من جسيمات قرصية الشكل تسمى « الجرانا » تتكون من صفائح متوازية • ويبدو أن هذه تبنى نتيجة تجمع صفيحات تنشأ أثناء تكوين البلاستيدة وترقد هذه الأقراص فى مهد أو استروما أقل تنظيما• ويحتمل أن الكلوروفيل فى البلاستيدات ينتشر فوق سطح الصفائح مما ينشأ عنه زيادة هائلة فى مساحات السطوح فى هذا العضى فتزداد بذلك كفايته فى التمثيل الكلوروفيلى •

ومن الأمور ذات الأهمية الخاصة تأثير الطفرات على التركيب البنائى للبلاستيدات (شكل ٢ ـ ١٧) ، ففى الشعير (فون فتشتاين ١٩٥٦) نجد أن للبلاستيدات العادية هيئة منتظمة من الاستروما والجرانا ، فى حين أنها فى الطافر (البينو) تفشل فى التكوين فلا تتعدى مرحلة معينة حيث لا تتكون الاستروما ولا الجرانا • أما فى الطافر الأخضر المصفر «زانثا ٣» فانها تنمو الى



شكل ٢ ـ ١٧ : صورتان فوتوغرافيتان بالمجهر الالكترونى للبلاستيدات الخضراء فى الشعير ٠ (أعلى) جزء صغير من بلاستيدة خضراء عادية تامة التكوين تبين التركيب البنائى الصفائحى للجرانا القرصية الشكل وكذلك الاستروما وهى أقل تنظيما نوعا ما ٠ والمسافة بين الصفائح حوالى ٣٠ أنجسترما والمسافة الخالية الى اليسار كانت مشغولة بحبيبة نشوية ٠ (أسفل) بلاستيدة خضراء من الطافر « زانثا ٣ » لم يستكمل فيها التكوين لتوقفه وفشلت الجـــرانا والاستروما فى أن تتكون ، وتجمعت كتلة من الحبيبات المحبة للأزميوم ٠

ما بعد ذلك بقليل ولكنه بدلا من الطابع المنتظم للتركيب الداخلى نجدتركيزا شديدا من حبيبات شديدة الميل للأزميوم • وهذه الحبيبات تظهر طبيعيا خلال التكوين الطبيعى ولكن ليس بهذه الأعداد الكبيرة • ولقد قدم الاقتراح بأنها تمثل ناتجا فرعيا لتفاعل داخل البلاستيدة يقف عند هذا الحد دون تقدم • فاذا كان هذا صحيحا فان الحبيبات ما هى الا النتيجة المورفولوجية لعرقلة كيميائية لسلسلة من التفاعلات • وفى الاونوثيرا (استابى وفون فتشتاين ١٩٥٥) ، يكون أحد طوافر « الأصفر والأخضر » من طراز سوافيولنز فى الأوراق الصغيرة بلاستيدات تبدو عادية ولكن عند بلوغ الأوراق غاية نموها تبدأ البلاستيدات فى الاضمحلال فلا تؤدى عملها أداء صحيحا •

وتدل هذه الدراسات على أن المجهر الالكترونى يهيىء وسيلة قوية للربط بين التركيب البنائى والوظيفة بحيث يجعله أكثر معنى ودلالة • ولا شـك فى أن أجـراء مثل هذه الدراسـات على العـدد الكبير من طفـرات الكلوروفيل التى تعرف فى الذرة يكون عظيم القيمة •

ولقد استعرض رودز (١٩٤٦) حديثا حالات البرقشة الكلوروفيلية التى تتبع نظاما لا منذليا فى وراثتها • وتشمل هذه الحالات ، فيما تشمل ،الحالة الشهيرة المعروفة « بحالة البرقشة البيضاء » وهى الطـراز الذى وصـــفه كورنز فى نبات الميرابليس جالابا ، والتى فيهـا تعطى الأفرع الخضراء نسلا أخضر ، والأفرع البيضاء نسلا أبيض ، والأفرع المبرقشة نسلا أخضر وأبيض ومبرقشا ، وذلك بغض النظر ، فى جميع هذه الحالات ، عن لون أوراق النبات الأب الذى أخذ منه اللقاح •

ومن الممكن أعطاء تفسيرين لهذه الظاهرة ، فنستطيع فرض وجود نوعين من البلاستيدات أحدهمـا أخضر والثـانى أبيض ، وأن انعزالا بين هـذه البلاستيدات يحدث فى الخلايا الجسمية ينشأ عنه ظهـور مساحات خضراء وأخرى بيضاء على النبات • ولا تنتقل البلاستيدات الى النسل الا عن طريق الكيس الجنينى التابع للأم • وقد استخدم باور هذا الفرض فى تفسير الطفرات الجسمية المحيطية التى تظهر فى نبات البلارجونيوم زونال ، ويعزز هذا الفرض فى الحالة السابقة الدراسات السيتولوجية فى هذا النــوع النباتى والتى أجريت فى الانترهينم ماجوس (مالى ، ووايلد ١٩٥٦) • غير أنه لم يوجد نوعان من البلاستيدات فى نبات الميرابليس • ويعتقد كورنز أن

حالة سيتوبلازمية هى المسئولة عن طراز الوراثة المعروف بحالة البرقشة البيضاء وأنه من الضرورى اذا صح هذا ، أن نفرض أن مكونا سيتوبلازميا ، يسيطر على سلوك البلاستيدات ، له القدرة على الانعزال فى الخلايا الجسمية ، وسواء اصطلحنا أو لم نصطلح على تسمية هذا المكون بأنه جين بلازمى ، أو غيره ، أو مكون آخر لا يقل عنهما ، فالأمر فى الوقت الحاضر لا يخرج عن كونه مجرد اختيار • والبرهان على صحة أى من هذه الحالات عسير ، ولــو أنه كما بينا سابقا فى الجزء الخاص بالسيتوبلازم ، فان تمييز وتعريف عوامل حبيبية على أنها هى الأساس للسلوك الوراثى الذى يتعين سيتوبلازميا فى كثير من الكائنات يجب اعتباره كنقطة ارتكاز يعاد على ضوئها البحث لحالات البرقشة الكلوروفيلية •

غير أن الدراسات التى أجراها رودز (١٩٤٦) على الجين أيوجاب *(ij)* فى الذرة تشير الى أن فى مقدورة البلاستيدة أن تطفر ، وان تتكاثر بعد ذلك محتفظة بالتغير الجديد • والنباتات الأصيلة للاليل *(ij)* مخططة بالأخضر والأبيض • وتظهر خطوط صفراء اذا وقعت خلايا من الطبقة المتوسطة للورقة (الميزوفيل) تحمل بلاستيدات عادية الحجم فــوق طبقــات الخلايا العديمة اللون تحمل بلاستيدات غير تامة التكوين • وفى هذه المناطق تظهر البلاستيدات فى الميزوفيل باهتة عن البلاستيدات العادية فى المناطق الخضراء بأكملها • ويبدو أنه يمكن لمادة قابلة للانتشار أن تتسرب الى الميزوفيل من المنطقة غير الملونة وتعرقل تكوين الكلوروفيل فى الخلايا العادية • وعلى هذا يبدو أن عمل الجين *(ij)* واقــع على الســيتوبلازم أكثــر منه على البلاســتيدات مباشرة • غير أنه قد أمكن لرودز أن يبين ، عن طريق نظام مناسب للتربية ، أن البلاستيدات الطافرة لا ترتد الى الحالة العــادية حتى فى وجود الاليل العادى للجين *(ij)* وعلى هذا يظهــر أنه يمكن للبلاستيدة ، فى بعض الحالات على الأقل ، أن يطرأ عليها تغيير دائم (رودز ١٩٥٤) • وعلى هذا النحو يمكن اعتبار البلاستيدة وحدة ذات استقلال ذاتى أى جين بلاســتيدى « بلاستوجين » • ومما يدعم هــذا الرأى بقــوة دراســات رنر (١٩٣٤ ، ١٩٣٦) على الاونوثيرا حيث أمكن رنر أن يبين أنه من الممكن للبلاستيدات التابعة لنــوع من الاونوثيرا أن تعيش مــع نــواة وفى سيتوبلازم الأنــواع الأخرى خلال عدة أجيال ومع ذلك يمكن استعادتها دون أى تغيير فى صفاتها النوعية • وعلى هذا الأساس لا يمكن اعتبار الجين النووى أنه الجســم الحبيبى الوحيد القادر على الطفور • كمــا أنه اذا كانت البلاستيدات تنشأ

من الميتوكوندرات ، فان الأخيرة أيضا يجب أن تكون بدورها عرضة لحدوث تغير دائم حتى تهيىء للسيتوبلازم وحدات وراثية قابلة للانتقال وذات طبيعة حبيبية ٠

مـــواد جولجى

تكشف عادة معاملة الخلايا الحيوانية عند استخدام تكنيك لترسيب الازميوم أو الفضة ، على هيئة راسب داكن اللون ، سلسلة من الأجسـام المفصصة أو شبكة من الخطوط المتصلة نوعا ما (شكل ٢ ـ ١٠) ٠ وهى فى مجموعها تكون ما يعرف « بمواد جولجى » نسبة الى مكتشفها ويشير وجودها الواضح فى الخلايا المفرزة ، وكذلك الحقيقة المعروفة عنها بأنها ذات علاقة بالنشاط الافرازى ، بقوة الى أنها قد تكون ذات شأن فى بناء أو تجميع المواد داخل الخلية ٠ وقد ذكر البعض أيضا أن هذه الأجسام قد تهيىء أغشية تكثيف تمتص المـواد المختلفة ، ربما لاستخدامها فى وظائف الابتنـاء فى الخلية ٠

ووجد فيتامين C متجمعا فى تركيزات عالية نوعا ما داخل مواد جولجى فى الخلايا الجنينية التى فى دور التميز ، والتى تعمل بنشاط فى ابتناء المواد . ولقد اقترح البعض أن هذا الاختزان لفيتامين C يمكن حدوثه لسبب أن مواد جولجى تهيىء فى السيتوبلازم حيزا منفصلا ذا قدرة اختزالية عالية تمنع أكسدة المواد المستعملة فى الابتناء عندما تنشـط عمليات الأيض فى الخلية (بورن ١٩٥١) ٠

ومواد جولجى كالميتوكوندرات تتركب كيميائيا من بروتينات ليبيدية ٠ وفى الحالات التى تظهر فيها كأجسام مميزة ، تبدو أنها مكونة من قشرة خارجية ولب داخلى وهى أيضا تتوزع على نحو مماثل ، الى الخلايا الشقيقة أثناء الانقسام الميتوزى بطريقة كمية تقريبية ٠

أما فى الخلايا النباتية ، فانه لم يتوافر للآن اظهار مواد جولجى بحالة واضحة ، بل ان هناك شكا فى وجودها اطلاقا فى النباتات ٠ ولا يتمسك بالاعتقاد فى وجودها سوى الباحثين الذين يشعرون بان مواد جولجى لهـا شأن ، بطريقة ما ، فى تكوين الفجوات ٠

ولكن اتخذ بالاد وكلود حديثا (١٩٤٩) موقفا يلقى ظلا من الشك على حقيقة مواد جولجي ووجودها حتى فى الخلايا الحيوانية . وهما يعتبرانها مظهرا مصطنعا من المايلين ليبيد يتكون تدريجيا أثنـاء عمليات التثبيت التى يجب اجراؤها لبيان وجود مواد جولجى . وقد نجحا فى بيان وجود قطرات أو مشتملات كاسرة للضوء فى الخلايا الحية داخل الحيز المعروف بمنطقة جولجى ، وأنه يمكن لهذه القطرات تحت تأثير كحول الايثايل وكذلك المثبتات العادية لمواد جولجى ، أن تتحول الى أجسام متعددة الأشكال تشبه تلك التى تأخذ صبغات مواد جولجى . ويفوق عدد هذه القطرات فى الخلايا النشيطة فى عمليات الأيض ، عددها فى الخلايا القليلة النشاط تماما كما هو معروف عن مواد جولجى . وكانت الحقيقة بأن هذه القطرات ذات طبيعة مايلينية هى التى دعت بالاد وكلود الى القـول بأن الفروض الخاصـة بالأهمية الوظيفية لمواد جولجى فى أيض الخلية ليس لها أساس من الصحة . على أنه بصرف النظر عن أية وظيفة أيضية لها أو عدم وجود عمل مطلقا تقوم به هذه القطرات لمصلحة عمران الخلية ، فان الطريقة التى تتوزع بها ووفرة العدد الذى توجد به واللتان يمكن ربطهما بالنشاط الخلوى تسمان الخليـة بسمة تركيبية ، يمكن ادراكها عند صبغها بالطرق المناسبة . وسواء أطلق على هذه الوحدة المورفولوجيه اسم « التكوين المايلينى » أو « مواد جولجى » فان الأمر يبدو مجرد اختيار . وعلى الأخص منذ أن بين جستراند وهانزون (١٩٥٤) بالمجهر الالكترونى أن مـواد جولجى تتركب من أغشـية ومـادة أساسية وحبيبات .

الفجـــوات

تظهر الفجوات بوضوح فى سيتوبلازم الخلايا النباتية ، وفى وضوح أقل فى الخلايا الحيوانية . وتحـوى سائلا يعـرف بالعصير الخـلوى وتكـون صغيرة نسبيا أو غائبة فى الخلايا التى تتسم بنشاط . ولكن بمجرد أن تمر الخلية الى حالة التميز تؤدى زيادة حجم الفجـوات وتجمعهـا الى ضـغط السيتوبلازم والنواة نحو حافة الخلية كما نرى مثلا فى الخلايا البارنشيمية النموذجية .

وتحتوى الفجوات العصيرية على أحماض عضوية وأملاح وسكرات ومواد

ملونة (أصباغ) فى حالة ذائبة ويحوطها غشاء يعرف بالتونوبلاست • ويعتبر جيليرموند ١٩٤١ أن الفجوات أنظمة غروية ذات قدرة تشربية قوية • فهى على هذا النحو لا تعتبر جزءا حيا من البروتوبلازم بل انها مجرد حيز يلقى فيه بالمواد الاحتياطة المراد تخزينها أو بنواتج النفاية • وليس هناك شك فى وجود تبادل نشيط للمواد مع الستوبلازم خلال التونوبلاست والغشاء البلازمى المجاور •

ولا تزال نشأة الفجوات أمرا يكتنفه بعض الغموض وذلك بالرغم من أن الاتفاق عام على أنها ، خلافا للميتوكوندرات والبلاستيدات ومواد جولجى ، يمكنها أن تنشأ تلقائيا من جديد ، أى أنها يمكنها أن تتكون ذاتيا وليس عن طريق فجوة سابقة الوجود • وتدل تجارب فيفر التى أوضحت أنه يمكن لبلورات الاسباراجين داخل البلازموديوم أن تتسبب فى حدوث فجوات ، على أن أية مادة غروية أو محبة للماء فى السيتوبلازم تستطيع أن تكون مادة سبقية للفجوة • وفى كثير من الحيوانات الأولية (البروتوزوا) تتكون الفجوات فى نهاية البلعوم بعد تجميع حبيبات الغذاء مثل البكتيريا التىابتلعت، وبعد ذلك تفرز الفجوات فضلات النفاية الى الخارج ، وكثيرا ما شوهد أن لها القدرة على النبض المنتظم •

وينشأ اهتمام المشتغل بوراثة النبات بالفجوات من الحقيقة المعروفة بأن العصير الخلوى يحوى بعض المواد الملونة والمواد المصاحبة لها ، التى تعين لون الزهرة والورقة والثمرة • وتعتبر الفلافونات والانثوسيانينات التى هى نواتج مؤكسدة للفلافونات مما تتميز به هذه المواد الملونة القابلة للذوبان فى الماء • فالأول يعين اللون الأصفر فى بعض الأزهار المعينة مثل حنك السبع أو الانترهينم • غير أن الفلافونات ومشتقات الفلافونات توجد بكميات مخففة نسبيا وغالبا تكون مستترة وراء المواد الملونة الأخرى الموجودة فى العصير الخلوى وكذلك التى فى البلاستيدات •

أما الانثوسيانينات وهى التى توجد بوفرة فى فجوات خلايا النباتات البذرية فانها تعين اللون الأحمر والأزرق والقرمزى للأوراق والأزهار والثمار أو حتى السيقان ويتقرر اللون المعين بواحد أو أكثر من ثلاثة عوامل : الأس الهيدروجينى (pH) للعصير الخلوى والطراز المعين لجزىء الانثوسيانين الموجود ، وكمية الانثوسيانين فى الفجوة وقد أمكن بيان أن لكل

من هذه المواد الثلاثة أساس وراثى • وكدليل للأس الهيدروجينى تزداد زرقة الانثوسيانينات مع ارتفـاع الأس الهيدروجينى عنهـا مع انخفاضه • ويسيطر على الأس الهيدروجينى فى خلايا البتلات لنبات البرميولا زوج من الجينات فتتحكم الصورة المتنحية لجين الأس الهيدروجينى عند القيمة ٦ر٠ لتعطى زهرة زرقاء اللون والصورة السائدة عند القيمة ٥ر٣ لتعطى زهـرة باللون ماجنتا (هالدين ١٩٥٤) • كما تعرف جينات معينة تغير من تركيب جزىء الانثوسيانين (شكل ٢ ـ ١٨) • ويدخل تحت السيطرة الجينيـة عدد وموضع الشقوق ايد و ك يد ٣ والسكر ، ويصحب كل تغير تغير فى لون الانثوسيانين •

السنتروسوم (الجسم المركزى)

توجد منطقة ذات نشاط يتصل بانقسام الخلية تجاور الجانب الخارجى للغشاء النووى لخلايا الكثير من الحيوانات وفى بعض النباتات الدنيئة • وهذه هى السنتروسوم وتبدو فى الخلايا التى ليست فى دور الانقســـام كمنطقة رائقة تظهر مطمورة فيها أحيانا حبيبية داكنة اللون هى السنتريول (أو الحبيبة المركزية) • وعند وجودها تكون اما مفردة واما مزدوجة وخلال النشاط الخلوى فى الانقسام تتخذ حبيبتا السنتريول موضعيهما عند طرفى النواة حيث تكونان مركزى الجلتنة (التهلم) اللذين ينشأ منهما الشعاع النجمى وكذلك الخيوط التى يتكون منها المغزل •

ولا تشمل خلايا النباتات الراقية ، بصفة عامة ، سنتروسوما (جسما مركزيا) كالذى يوجد فى الخلايا الحيوانية ولو أن بعض الأنواع النباتية الأقل رقيـا مثل الحزازيات والسرخسيات والسيكاديات والجنكـوات يظهـر بها السنتروسوم أثناء تميز الجاميطات الذكرية المتحركة • ويظهـــر أن للسنتروسوم دورا فى تقرير تكوين التركيبات البنائية السوطية حيث تتخذ السنتريول (الحبيبة المركزية) شكل الحبيبة القاعدية • وقد تفتقـــد السنتريول فى بعض أنواع الفطر كما قد تكون موجودة فى البعض الآخر • وكذلك الحال فى الطحالب • ويحل محل السنتروسوم فى الخلايا المنقسمة فى النباتات الراقية قلنســوة قطبيــة وهى مســاحة رائقــة مشــتقة ، وفقـا لرأى بعض الباحثين ، من العصير النووى الذى يرتشح خلال الغشاء النووى •

بلارجونيدين ٣، ٥ ثنائى الجليكوزيد (قرنفلى)
التركيب العاملى roD

سيانيدين وبيونيدين ٣، ٥ ثنائى الجليكوزيد (ماجنتا)
التركيب العاملى RoD

ملفيدين ٣، ٥ ثنائى الجليكوزيد (أزرق)
التركيب العاملى ROD أو rOD

شكل ٢ ــ ١٨ : مثل لمشتقات من الانثوسيانين يحكم تكوينها الجينات فى نبات ورد ربيع الكاب ستربوكاربوس الجين a يجعل جميع جزئيات المشتق تقريبا من الطراز الثنائى الجليكوزيد فقط بينما يسمح المتنحى d بوجود خليط من أحادى وثنائى الجليكوزيد • وتشمل أحاديات الجليكوزيد شق السكر الى اليمين فقط حيث يشغل الموضع اليسارى شق أيد ويتسبب الجين R فى الهدركسلة أو الميثلة عند الموضع ٣ فى حلقة الفينيل الجانبية لتعطى المشتق السيانيدين أو المشتق بيونيدين • بينما يؤدى الجينان O, R معا الى الميثلة فى كلا الموضعين ٣ و ٥ لتعطى المشتق ملفيدين • وينتج التشكيل الجزيئى العلوى عندما O ، T فى الحالة المتنحية الأصلية •

كلما انكمش الغشاء الى الداخل عند القطبين • ولا تزال علاقة هذه القلنسوة أو تماثلها مع السنتروسوم الموجود فى الخلايا الحيوانية مثار جدل رغم أن المفروض أنها ذات نشاط فى تكوين المغزل •

ونظرا الى الحاجة الى مناقشة تفصيلية لدور السنتروسوم أثنـــاء الانقسام الخلوى فان استمرار معالجة الموضوع سوف يرجأ الى باب قادم •

الباب الثالث

الانقسام الخلوي والاتحاد الجاميطي

هناك عمليتان تنظمان وتحققان استمرار النوع من جيل الى الذى يليه وهما اجمالا « اتحاد أو اندماج الخلايا » و « انقسام الخلايا » . والعملية الأخيرة من خصائص جميع الكائنات الخلوية بينما لا توجد الأولى الا فى الكائنات التى تنتج خلايا جنسية أو جاميطات .

وانقسام الخلايا فى الكائنات وحيدة الخلية هو عملية تكاثر لا جنسى . ويؤدى فقط الى زيادة فى العدد الكلى للأفراد . أما فى الكائنات العديدة الخلايا فان انقسام الخلايا هو مظهر للنمو ويصحبه عادة ازدياد فى حجم الخلية وتميزها .

أما اندماج الخلايا ، أو الاندماج الجاميطى ، فهو جزء من عملية التكاثر الجنسى ، وهو يشمل اندماج الجاميطات ، التى قد تكون متشابهة أو غير متشابهة مورفولوجيا وذلك تبعا للنوع .

وقد يقتصر الاندماج الفعلى فى النباتات والحيوانات الراقية على الأجزاء النووية للخلية فى حين يستبعد من العملية أغلب الجزء السيتوبلازمى من الخلية المذكرة . غير أن الاتحاد بين خليتين كاملتين يحدث فى كثير من أنواع الطحالب والفطر .

ويلازم الاتحاد أو الاندماج الجاميطى نوع محور من الانقسام يعرف بالانقسام الميوزى . وهو من الوجهة الوراثية ، معادل ومضاد للاتحاد الجاميطى . فحين يزيد الأخير عدد الكروموسومات عن طريق اندماج النواتين فان العملية الميوزية تختزل هذا العدد ثانية عن طريق نهج معين من الانقسام .

والالمام التفصيلى بهذه العمليات الثلاث من المستلزمات الضرورية لتفهم الوراثة . ويتبين من اجراء تفسير ميكانيكيات الاندماج الخلوى والانقسام

أن لانتقال الخصائص الوراثية أساسا ماديا من البناء التركيبى والوظيفة ، وهو فى ثباته وانتظام حدوثه ، غاية فى الروعة ويدعو الى الاعجاب ٠وسيبحث هذا الباب النواحى الوصفية للانقسام الخلوى والانقسام الميوزى والاتحاد الجاميطى بالاضافة الى بيان مدلولاتها الوراثية ٠ أما التحليل التفصيلى للأحداث التى تقع فى كل منها فسوف ترجأ الى أبواب قادمة ٠

الانقسام الميتوزى

يحتوى جسم الرجل البالغ حوالى ١٤١٠ خلية ٠ ولا يقف الأمر عند تكوين هذه الخلايا وتميزها فى فترة الزمن التى يحتاج اليها الجسم لتصل أجزاؤه الى الحجم المتناسب مع البلوغ ، بل لابد أن يكون هناك تعويض مستمر للخلايا التى أتمت دورة حياتها وانتهت بالانحلال ٠

ويمكن تمثيل موضوع تعويض الخلايا بما يجرى لكرات الدم الحمراء فى الانسان ، حيث انه من المعروف أن هذه الكرات حياتها قصيرة نسبيا تبلغ حوالى مائة يوم ٠ وذلك استنادا الى التقديرات التى عملت بعد وسمها بالنظائر المشعة ٠ وتفقد هذه الخلايا نوياتها بعد انطلاقها من الأنسجةالخاصة بتكوين الدم فى طريقها الى مجرى الدم حيث تؤدى عملها بعض الوقت ثم تموت ، وتحل مكانها خلايا حديثة التكوين ويحتفظ بالعدد الكلى للخلايا عند مستوى ثابت معقول ٠

وتعتبر قرنية العين فى الحيوانات الثديية نسيجا آخر يمثل الحاجة المستمرة لتعويض الخلايا ، حيث انه عند موت الخلايا الخارجية للقرنية وانسلاخها عما تحتها ، فان خلايا حديثة من الطبقات التى تحتها ، والتى تعيش فى حالة انقسام دائم ، تتحرك الى موضعها وتأخذ مكانها ٠

وهكذا نجد أنه فى كل كائن محتاج الى النمو أو لتعويض الخلايا ، لابد للانقسام الميتوزى أن يستمر فى الحدوث وبمعدل ولفترة من الوقت يتعينان طبقا لحاجات الكائن وتركيبه الوراثىوعمرهوظروفهالبيئية ٠ ولربما كان معدل الانقسام فى أنسجة تكوين الدم أعلى منه فى القرنية نظرا لزيادة الحاجة الى التعويض فى الأولى ، والمعدل فى كليهما أعلى منه فى الكلى أو الكبد

اللتين تعتبران بمقارنتهما مع الأنسجة الأخرى من حيث حصيلة تغيير الخلايا عضوين ثابتين نسبيا ٠

ان المدة التى يستمر فيها انقسام الخلايا حتى يصل الفرد الى حجم البلوغ تتوقف الى حد كبير على مقدار هذا الحجم فى هذه المرحلة ٠ فالفأر والانسان والحوت وهى جميعا حيوانات ثدييه وخلاياها جميعا بنفس الأبعاد تقريبا ، ترجع الاختلافات فى أحجامها الى اختلافها فى عدد الخلايا واختلافها فى طول المدة التى يستمر فيها تكاثر الخلايا (من أجل النمو وليس من أجل تعويض الخلايا أو ترميم الأنسجة) ٠

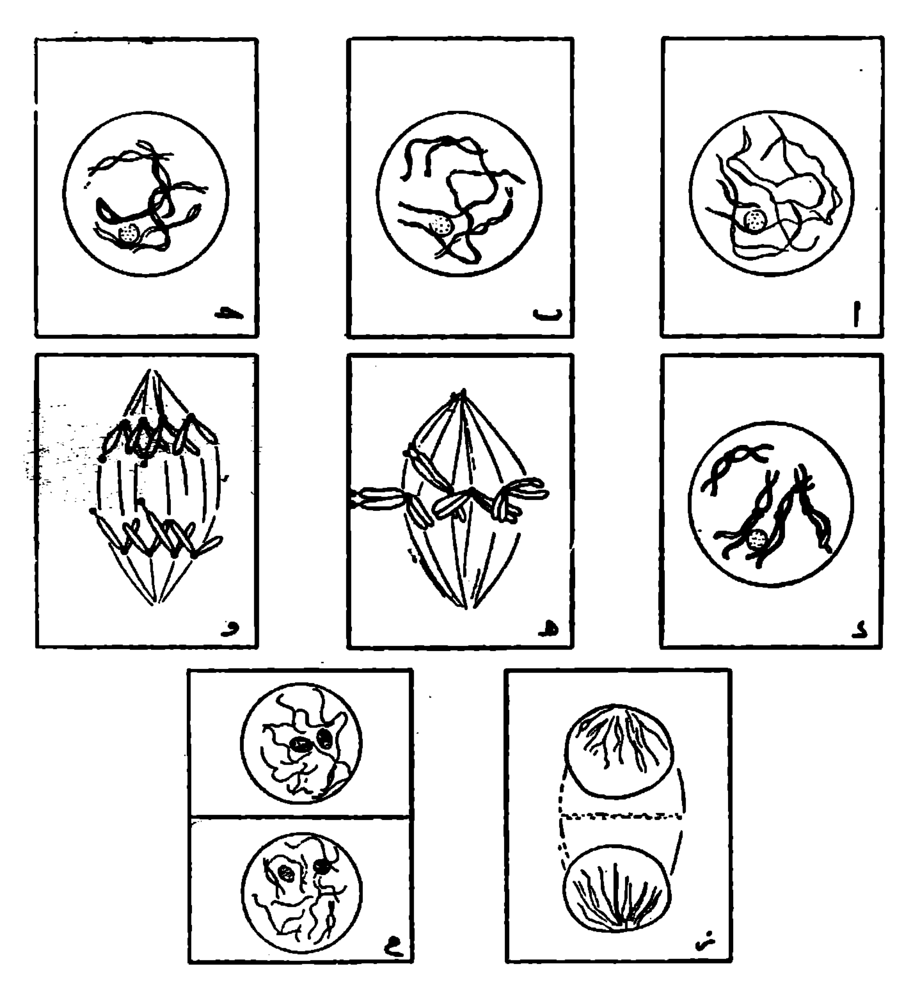
ويختلف الانقسام الخلوى من نوع الى آخر اختلافا واسعا فى عدة نواح . غير أن العمليات والنتائج الجوهرية هى فى أساسها متماثلة فىجميع الكائنات ٠ فهى تهيىء وسيلة لازدياد عدد الخلايا أو عدد الأفراد وهى فى دقة حدوثها كفيلة بأن توزع الحبيبات الأساسية للتوارث ، الجينات ، التى تحملها الكروموسومات ، توزيعا نوعيا وكميا بين الخلايا الشقيقة ٠

ولمجرد التبسيط ، قسمت عملية الانقسام الى خمسة أدوار : الدور البينى (ما بين الانقسامين) ، والدور التمهيدى ، والدور الاستوائى ، والدور الانفصالى ، والدور النهائى (شكلا ٣ ــ ١ ، ٣ ــ ٢) ٠ الا أنه يجب ادراك أنه رغم أن هذه المراحل المختلفة يسهل تمييز كل منها عن الأخرى عن طريق بعض المظاهر الخاصة والمعالم الواضحة ٠ فان عملية الانقسام الخلوى هى عملية ديناميكية متصلة تمر كل مرحلة من مراحلها الى التى تليها دون ادراك تقريبا للحظات الانتقال ٠ وقد تبين ذلك جليا من الصور المتحركة للخلايا أثناء الانقسام ٠ ويتميز الدوران الاستوائى والانفصالى بأنهما أسهلها فى التعريف نتيجة لشدة تحديدهما وعدم تداخلهما مع المراحل الأخرى ٠ويمكن تجزئة العملية كلها الى قسمين : انقسام النواة وانقسام السيتوبلازم ٠ وطالما يستعمل الاصطلاح « الانقسام الميتوزى » الذى هو مرادف للاصطلاح « الانقسام النووى » للدلالة على الانقسام الخلوى فى مجموعه . ولكنه فى مدلوله الأصلى الدقيق يجب ألا يشمل غير الانقسام النووى ٠

الدور البينى (انترفيز)

تتميز الخلايا فى الدور البينى (ما بين الانقسامات) أو دور الراحة

بنواة غير واضحة التركيب البنائى أو لا يظهر منه الا القليل ، فيما عــدا النويات وبوادى الكروموسومات (البروكروموسومات) التى ترى كأجسام داكنة الصبغة وتكون النوية عادة هى أشدهما وضوحا ٠



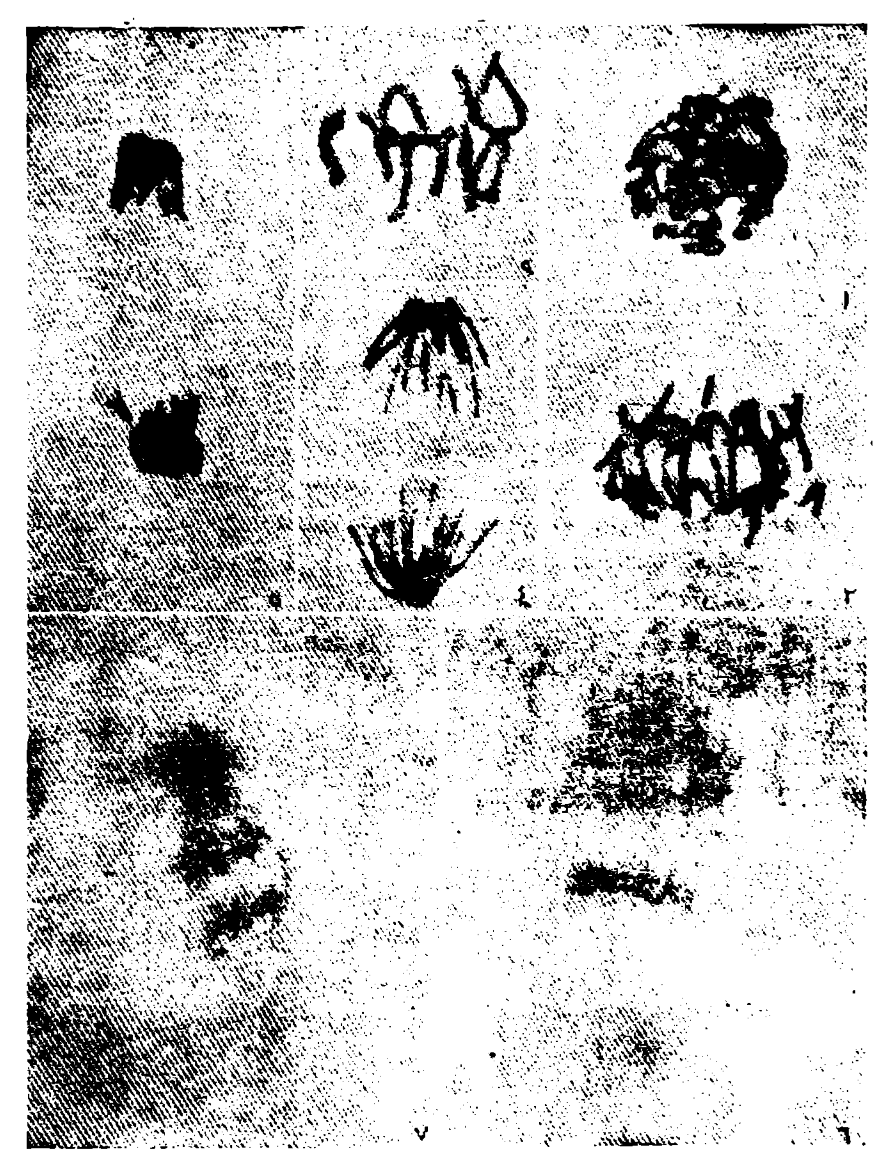
شكل ٣ ـ ١ : تمثيل تخطيطى لأدوار الانقسام الخلوى الجسمى (الميتوزى) ٠ (أ) دور تمهيدى مبكر جدا ٠ (ب) دور تمهيدى مبكر ٠ (ج) دور تمهيدى وسطى ٠ (د) دور تمهيدى متأخر ٠ (هـ) دور استوائى ٠ (و) دور انفصالى ٠ (ز) دور نهائى ٠ (ح) دور بينى النويات مبينة كأجسام منقوطة ٠ والصفيحة الخلوية المبينة فى (ز) تتكون فقط فى الخلايا النباتية ٠

والنواة فى الحالة الحية متجانسة ضوئيا وتأخذ قليلا من الصبغة فى الحالة المثبتة مما قد يدل على أن الأحماض النووية الموجودة بالكروموسومات

فى حالة تشتت شديد لا يساعدها على امتصاص كثير من الصبغة • ونتيجة لذلك تظهر الكروموسومات رفيعة جدا ومتعرجة وتظهر فى شكل شبكة باهتة الاصطباغ • ومن المحتمل أن التميؤ العالى للكروموسومات فى هذا الوقت يقلل أيضا من قدرتها الاصطباغية • وقد كانت هذه الحالة هى السبب فى نشأة الاعتقاد بأن الكروموسومات تختفى كوحدات ذات كيان خلال دور ما بين الانقسامات ، ولكن المعتقد الآن أن ذلك بعيد الاحتمال جدا ، فوجود بوادى الكروموسومات هو أحد الأدلة على وجودها المستمر • ودليل آخر على وجود الكروموسومات بحالة صحيحة أثناء الدور البينى هو امكان استخلاص كروموسومات كاملة من خلايا حيوانية متنوعة خلال الدور البينى ويعتقد آخرون أن الكروموسومات فى الخلايا السليمة الكاملة تكون فى هذا الدور « غير قابلة للتثبيت » ، وذلك باحتمال استثناء بوادى الكروموسومات ، كما يعتقدون أن المعالم التركيبية التى ترى أثناء الدور البينى ما هى الامظاهر مصطنعة غير حقيقية نتيجة للتثبيت • غير أنه قد أمكن بيان أنه بضبط تركيز مناسب للملح فى بيئة تحتوى خلايا النطاط ، فان كروموسومات الدور البينى – تظهر فى وضوح فى الخلية الحية (ريس وميرسكى ١٩٤٩) • وحيث ان العملية قابلة للارتداد فهناك بعض من الشك فى أن عدم ظهور التركيب البنائى للنواة أثناء الدور البينى لا يمكن اعتباره برهانا على فقد الكروموسومات لكيانها •

الدور التمهيدى (بروفيز)

يعتبر بدء الدور التمهيدى فى اللحظة التى تبدأ فيها الكروموسومات فى الظهور وتصبح مميزة مرئية • ويسبق ذلك ازدياد فى حجم النواة نتيجة لامتصاصها للماء• ومع تقدم الدور التمهيدى تزداد قابلية الكروموسومات للاصطباغ • ومن المعتقد أن التحسن فى امكان رؤية الكروموسومات ناشىء من فقدانها المستمر للماء ، حيث يظهر أن الكروموسومات فى الدور الاستوائى تحتوى على مقدار من الماء أقل بكثير مما تحتويه الكروموسومات فى نواة الدور البينى • غير أنه مما يتساوى فى الأهمية مع هذا ، الحقيقة الواقعة بأن الكروموسومات تقصر وتزداد فى القطر • ويكسب هذا الانكماش الكروموسومات سطحا أكثر اندماجا وقابلية لاتحاد الأصباغ الكروماتينية به • ويتضح ازدياد كثافة الكروموسومات فى هذا الدور فى الحالة الحية من ازدياد وضوحها ورؤيتها عند فحصها بمجهر التباين الطورى •

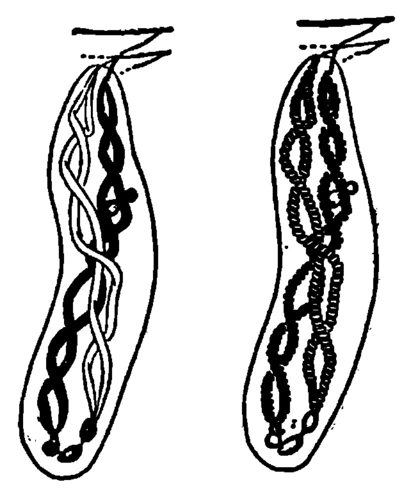


شــكل ٣ ــ ٢ : الانقســام الميتوزى • (المجموعة أ) فى الأطراف الجذرية للفيشيافابا • (المجموعة ب) فى ال white fish (كوريجونوس) • (١) دور تمهيدى مبكر الى وسطى • (٢) دور استوائى من الجانب ، (٣) دور انفصالى مبكر ، (٤) دور انفصالى متأخر ، (٥) دور نهائى مبكر قبيل تكوين الغشاء النووى مباشرة • (٦) دور استوائى من الجانب مبينا الشعاعات النجمية والمغزل ، (٧) دور انفصالى مبكر • خلايا الفيشيا مصبوغة بالفولجين ولا يظهر بها غير الكروموسومات • ويظهر بوضوح فى (٤) و (٥) الاختناق الثانوى (منطقة المنظم النويى) فى الكروموسومات الطويلة •

وتكون الكروموسومات من بدء الدور التمهيدى مزدوجة طوليا ،ويسمى كل نصف منها بالكروماتيدة • وتنضم كل من الكروماتيدتين على الأخرى على مدى طولهما • وفى نفس الوقت تلتف الواحدة على الأخرى كما تلتف الفتلات فى غزل الصوف ، ويعرف التفاف أزواج الكروماتيدات هذا بالالتفاف النسبى (شكل ٣ ــ ٣) •

وهناك من الأدلة ما يشير الى أن الكروموسوم قد ينقسم الى أقسام أكثر من ذلك أى الى أنصاف الكروماتيدات • ويظهر الكروموسوم ازدواجه الطولى ، فى التحضيرات الجيدة ، منذ الدور الانفصالى السابق كما يبدو فى الدور التمهيدى أن الكروموسوم رباعى التكوين أى يتكون ، على الأقل ، من أربعة خيوط منفصلة أو كرومونيمات (المفرد كرومونيما) • ومن العسير رؤية هذه التفاصيل فى أكثر الكائنات فيما عدا بعض الأنواع مثل الحيوانات الأولية (بروتوزوا) • كما أن هناك أدلة أخرى ، غير المبنية على المشاهدات ومعظمها مستمد من دراسات أشعة X أو من الأشعة فوق البنفسجية ، تدل على أنه يمكن عن طريق هذه الاشعاعات استحداث انفصامات بأنصاف الكروماتيدات (سوانسون ١٩٤٧ ، كرآوز ١٩٥٤ ، ساكس وكنج ١٩٥٥) • وبصرف النظر عن التفسيرات المتعلقة بحالة تعدد الخيوط فى الكروموسوم فان هناك حقيقة واحدة هامة قد توطدت نهائيا وهى أن الكروماتيدة هى الوحدة العاملة فى الكروموسوم عند الانقسام •

ومع تقدم الدور التمهيدى فان الكروموسومات تزداد فى القصر والسمك ودرجة الوضوح • وهناك بعض الشك فى حقيقة حدوث أو عدم حدوث انكماش حقيقى للخيوط الكروموسومية (الكرومونيمات) مما يختزل الطول الكلى لها • وسواء صح هذا أو لم يصح فانه يمكن عزو الجزء الأكبر من قصر الكروموسومات الى أنه يتكون بكل كروماتيدة حلزونا (شكل ٣ ــ ٣) وتبدأ الحلزنة كتجعدات زغبية المظهر على طول الكروماتيدات ثم لاتلبث أن تأخذ ، فى النهاية ، مظهرا أملس منتظما شبيها بالحلقات اللولبية فى الزنبرك السلكى للباب • ويختلف عدد هذه الحلقات أو اللفات اختلافا



شكل ٣ ــ ٣ : الالتفافات النسبية للكروماتيدات (مع بيان وعدم بيان الحلزنة العظمى فى البروتوزوا هولوما ستيجوتويديس تيوزيتالا) •

بينا حيث ان ذلك يتوقف على طول الكروموسوم وقطر الحلقات الفردية ومع تقدم الدور التمهيدى من المرحلة المبكرة الى المتأخرة يأخذ عدد الحلقات فى النقص ويأخذ قطرها فى الزيادة . وبذلك يدخل الكروموسوم فى عملية خفض للحلزنة • ويعرف الوقت الذى تظهر فيه الحلزنة الابتدائية بفترة الحلزنة • وهى الفترة التى تظهر فيها لأول مرة حلقات من أصغر قطر •

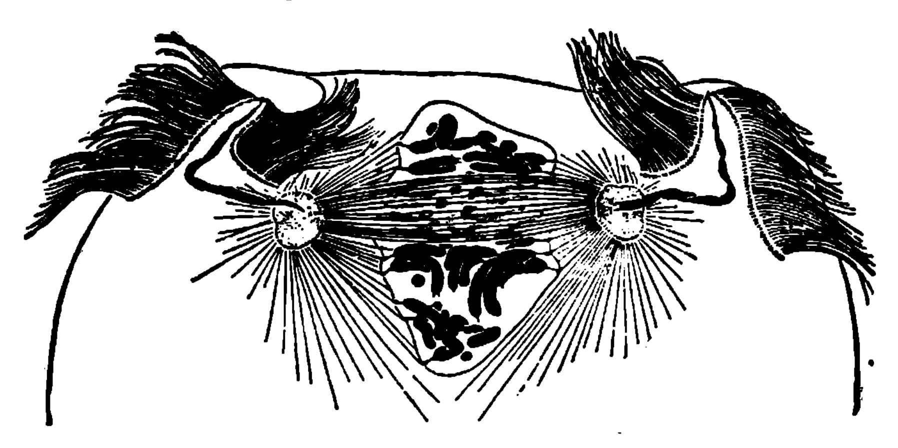
وتلتف الكروموسومات فى هيئة خيطية ، وعلى ما يبدو ، بطريقــــة عشوائية فى جميع أرجاء النواة أثنـــاء الدور التمهيــــــدى • ولا تلامس الكروموسومات عادة بعضها بعضا ،ويبدو أن هناك ميلا لأن تحتفظ بمسافة صغرى للانفصال لا تقل عنها ، مما قد يعزى الى وجود حالة عامه من التنافر بين الكروموسومات • وفى الخلايا الحيوانية نجد أن للكروموسومات المنكمشة ميلا للرحيل نحو الغشاء النووى حيث تبقى الى حين تفكك الغشاء • وليست هذه الظاهرة من الخصائص المعروفة فى كروموسومات الخلايا النباتية التى يبدو أنها تبقى موزعة بطريقة متجانسة فى جميع أرجاء النواة الى الدور الاستوائى• غير أن هذا التجانس قد يكون مضللا ، حيث اعتبر فاندرلين (١٩٤٨) ؛ نتيجة لدراسته المفصلة للانقسام الميتوزى فى أطراف جذور البصل ، أن الكروموسومات تلازم عادة الغشاء النووى ، وتهيىء السنترومترات ومقاطع الهتروكروماتين النقط الرئيسية للملامسة •

وهناك عدة ظواهر اخرى للدور التمهيدىتصاحبانكماش الكروموسومات فاذا وجدت نوية أو أكثر نجد أنها تتناقص فى الحجم حتى تختفى عادة قبيل بدء الدور الاستوائى • وفى بعض الكائنات تبقى النويات طوال فترة الانقسام الميتوزى وتنقسم فى الدور الانفصالى الى نصفين متساويين نوعا ما أو تمردون انقسام الى أحد القطبين •

وفى الخلايا الحيوانية يدخل السنتروسوم فى سـلسلة من التغيرات تمهيدا للقيام بوظيفته فى الانقسام الخلوى • فنجدهفىباكورة الدورالتمهيدى ملاصقا للغشاء النووى ، ونرى فى داخل السنتروسوم السنتريول ، اذا وجد ، كحبيبة داكنة الاصطباغ منقسمة • ثم ينقسم السنتروسوم الى نصفين يحوى كل منهما سنتريولا مفردا • يرحل كل من هذين النصفين فى اتجاهين متضادين حول الغشاء النووى • ويقف تحركهما عندما تبلغ الزاوية بينهما ١٨٠° تقريبا • ويحدد المكان النهائي للسنتريولين موضع قطبي المغزل •

الدور الاستوائى (ميتافيز)

وينتهى عادة الدور التمهيدى باختفاء الغشاء النووى ، الا أنه قد تجرى الدورة الكاملة للانقسام الميتوزى فى بعض البروتوزوا كظاهرة داخل النواة وتتم دون تفكك الغشاء النووى (شكل ٣ ــ ٤) . وفى الأنواع الراقية لا يلبث أن يظهر المغزل بسرعة ويبدأ الدور الاستوائى .

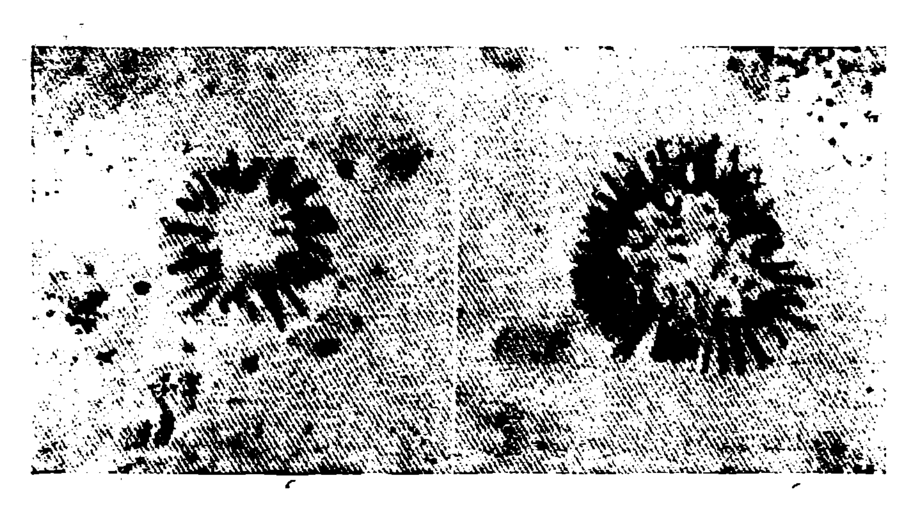


شكل ٣ ــ ٤ : الانقسام الميتوزى فى البروتوزوا باربيولانيمفا . الاشعاعات النجمية المنبعثةمن سنتريولات طويلة تندمج وتكون مغزلا وسطيا والأشعة الأخرى المشابهة تصبح اليافا كروموسومية خارج النواة تتصل بالألياف الكروموسومية داخل النواة عند الغشاء النووى .

ويقوم المغزل ، الذى قد يختلف كثيرا من حيث التركيب أو المنشأ ، بجلب الكروموسومات الى الصفيحة الميتافيزية أو الاستوائية كخطوة أولى نحو انفصال الكروماتيدات الشقيقة . وقد قسم دارلنجتون (١٩٣٧) هذه التحركات الى ثلاثة مكونات هى : تجمع الكروموسومات من أوضاعها المتفرقة المتباعدة داخل النواة الى وضع متوازن بين القطبين ، ثم توجيهها ، ثم توزيعها على الصفيحة . ويبدو أن الحركة الأولى هى نتيجة تفاعل بين قطبى المغزل (أو السنتريولين) ومنطقة الاختناق فى الكروموسوم والتى يمكن رؤيتها بوضوح فى بعض كروموسومات الدور الاستوائى . ويأتى هذا التفاعل بالكروموسومات الى موضع متوازن وسطى بين القطبين . وقد اختلفت التسمية لمنطقة الاختناق الأولى فى الكروموسومات ولكن الاصطلاحين السنترومير (الحبيبة المركزية) والمركز الحركى هما أعمها انتشارا (سنستعمل هنا الاصطلاح « سنترومير » حيث انه أوسعها استعمالا) . ويكون توجيه الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية بحيث تترتب

السنترومیرات فى المحور الطولى للمغزل بينما تبرز أذرع الكروماتيدات فى كلا الاتجاهين • وعلى هذا فان السنترومير هو الجزء الوحيد الذى يدعو الحال الى اتصاله بالمغزل •

وقد تتوزع الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية بطريقة عشوائية تماما أو قد تنتظم فى ترتيب خاص (شكل ٣ ــ ٥) • ففى أكثرالانقسامات الميتوزية فى النبات تكون الكروموسومات متفرقة بطريقة عشوائية واضحة غير أن كلا منها يحتفظ بمسافة بينه وبين الآخرين ، كما لو أن هناك تنافرا من نوع ما يمنعها من التراكب • ومن ناحيةأخرى فان المغزل فى بعض الخلايا الحيوانية ، كالخلايا فى الذيل المتجدد فى السلامندر ، يكون أجوف أومركزيا فتتصل السنترومیرات بالحافة الخارجية للمغزل وتمتد أذرع الكروموسومات الى خارجه فى السيتوبلازم تاركة وسط المغزل خاليا •



شكل ٣ ــ ٥ : خليتان ، ثنائية المجموعة (الى اليسار) ورباعية المجموعة (الى اليمين) • فى الدور الاستوائى فى الاكزولوتل مبينا شكل المغزل الأجوف • الكروموسومات فى الخلية الرباعية المجموعة عديدة جدا بحيث لم تتسع لها حواف المغزل فاضطرت الى الاصطفاف داخله •

ويتحدد توزيع الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية طبقا للحالة التى ينشأ بها المغزل • ويكون السنتريوليان أثناءانتقالهما الى مكانيهما ، وقبل اختفاء الغشاء النووى ، شعاعات نجمية فى السيتوبلازم • وعند الوقت الذى يتفكك فيه الغشاء النووى ، تتداخل الشعاعات النجمية وتلتحم لتكون قلبا مركزيا من ألياف متصلة (انظر بعده) لا تخترقه الكروموسومات •

ولا يعرف ما اذا كان الجزء الخارجى من المغزل يرجع من حيث نشأته الى أصل نووى أو سيتوبلازمى ، ولكن المعروف أن الكروموسومات تتصل بهذا الجزء من المغزل • وفى الحالات التى تترتب فيها الكروموسومات عشوائيا على الصفيحة الاستوائية ، فان المغزل يتكون أثناء تجمع الكروموسومات ونتيجة لذلك تكون موزعة فى جميع المنطقة المركزية من المغزل •

ولا يوافق دارلنجتون (١٩٣٧) على هذا التفسير فهو يرى نتيجة لدراساته للانقسامات الميتوزية الشاذة فى نبات الفريتيلاريا نوعا من العائلة الزنبقية ، حيث يشاهد جميع الدرجات فى توزيع الكروموسومات على المغزل ، أن توزيع الكروموسومات يحدده درجة التنافر بين القطبين والسنترومبرات ، فالتنافر الضعيف ينتج عنه التوزيع العشوائى أما التنافر القطبى القوى فانه يدفع الكروموسومات الى حافة المغزل • وللأسف انه لا يمكن بالطرق والوسائل المتبعة حاليا تقديم تأييد تجريبى لهذا الفرض •

ويتكون الكروموسوم ، فى الدور الاستوائى ، من كروماتيدتين متضامنى الحلزنة مرسلتين جنبا الى جنب ومتصلتين بالمغزل عن طريق السنترومير ، الذى يكون موقعه ثابتا فى كل كروموسوم • واذا كانت الكروماتيدتان طويلتين فان كلا منهما قد تلتف بالأخرى التفافا نسبيا • وقد يشغل السنترومير فى الكروموسوم موضعا وسطا أو قرب الوسط أوقرب الطرف (طريفى) فتظهر الكروموسومات عند الدور الانفصالى على هيئة حرف V أو حرف J أو شكل عصوى يقود كل منها السنترومير فى رحلتها الى القطب • وفى الدور الاستوائى لا يكون السنترومير منقسما أو اذا كان منقسما ، فان شطريه يكونان داخل حويصلة واحدة تسلك كجسم واحد •

وتتشعع ألياف المغزل الكروموسومية من القطبين الى السنترومبرات بينما تمتد الألياف المستمرة من أحد القطبين الى الآخر • وتنشأ الأخيرة من تلاقى وتداخل الشعاعات النجمية وهى من أصل سيتوبلازمى • ويظهر هذا بوضوح فى بعض البروتوزوا المعينة (شكل ٣ ـ ٦) • غير أن هذا يكون صحيحا فقط فى الخلايا الحيوانية حيث ان الشعاعات النجمية ليست من خصائص الخلايا النباتية •

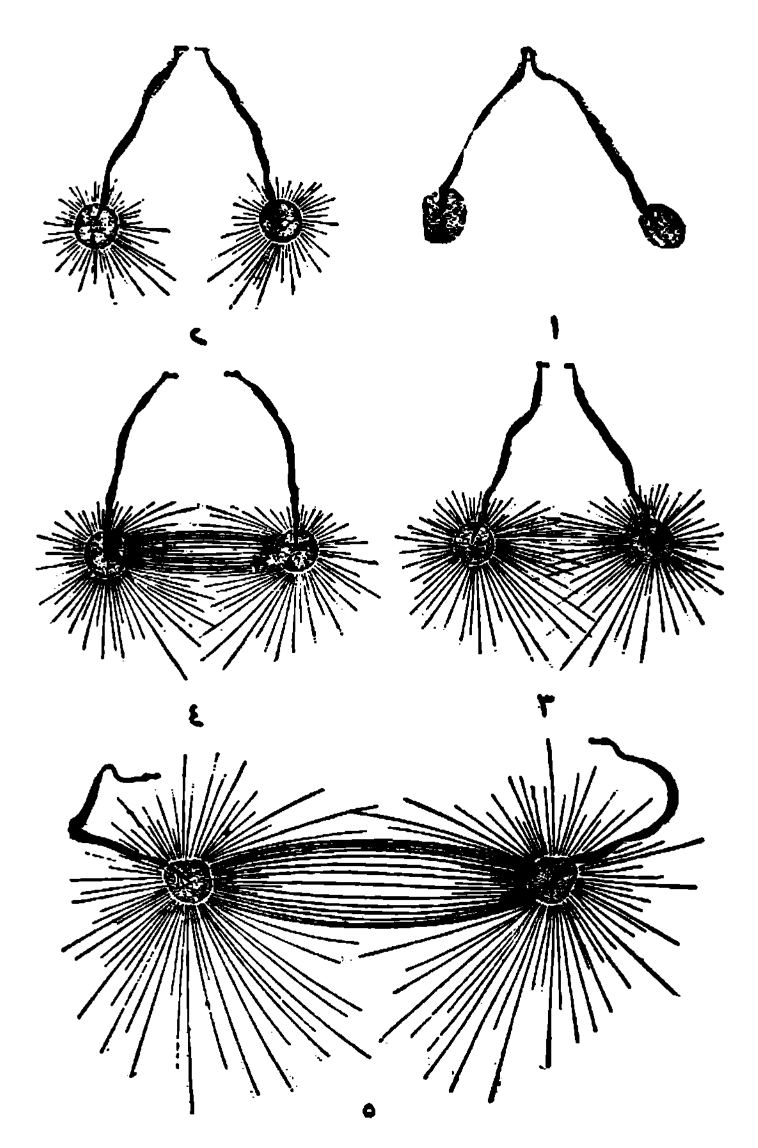
وقد أمكن على أساس نوع ونشأة عناصر المغزل ، تمييز طرازين من

الانقسام الميتوزى (انظر شريدر ١٩٥٣) • فالمفروض أن الانقسام الميتوزى المباشر هو الذى يكون فيه الاتصال بين السنترومير والقطب عن طريق ألياف المغزل الكروموسومية • كما أن الانقسام الميتوزى غير المباشر لا يحدث الا فى حالة وجود الألياف المستمرة فقط • ويقتصر وجود الألياف المستمرة على المغازل المستمدة من المواد السيتوبلازمية ، قبل تفكك الغشاء النووى •والى هذه الألياف تتصل السنتروميرات عند حافة المغزل (شكل ٣ ــ ٧) •ويبدو أن الألياف الكروموسومية للمغزل ، التى قد تكون من أصل نووى أو من أصل سيتوبلازمى كذلك ، هى نتيجة تفاعل بين السنترومير والقطب حيث ان هذه الألياف لا تتصل بمواضع أخرى • غير أن كثيرا من السيتولوجيين يعتقدون أن جميع الانقسامات الميتوزية من النوع المباشر ، وأن ألياف المغزل الكروموسومية تصل دائما السنتروميرات بالقطبين •

ولا توجد فقط ألياف داخل المغزل ولكن تمتد شعاعات ليفية كثيرة من القطبين الى داخل السيتوبلازم ، هذه هى الشعاعات النجمية التى تكون فى مجموعها الكوكبين • ويبدو أن هذين ينشآن من تفاعل بين بروتينات السيتوبلازم والسنتروسوم ولقد قدم بوليستر (١٩٤١) الاقتراح بأن هذه الخيوط ليست بألياف بل هى فى الواقع خطوط مسارات انسيابية تظهر بوضوح بسبب توجيه الحبيبات عند حوافها • غير أنه من المحتمل أيضا أن يكون توجيه البروتينات التى تتكون منها الشعاعات فى اتجاهات مركزية من السنتروسوم • ويبدو السيتوبلازم أكثر سيولة فى هذه المناطق • ولكن الحقيقة أنه من الممكن فصل المغزل دون فقد محسوس من شكله (مازيا ودان ١٩٥٢) يجعل اقتراح بوليستر السابق غير ذى موضوع •

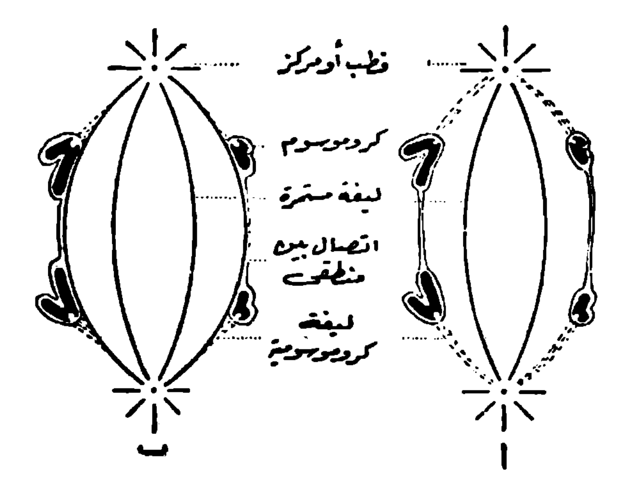
الدور الانفصالى (انافيز)

ينتقل الدور الاستوائى الى الدور الانفصالى بمجرد أن يصبح السنترومير مزدوجا وظيفيا وتأخذ الكروماتيدات فى التحرك نحو القطبين • وتبدأ هذه الحركة ــ وهى حركة مركبة ، قد تختلف من كائن الى آخر ــ فى فصل الكروماتيدات عند السنترومير التى تجر وراءها ذراعى الكروماتيدة التى لا تملك التحرك دونها . حيث انه اذا تصادف وجود كروموسوم خال من السنترومير على المغزل فاما ان تتبع حركته سيل التيارات على طول المغزل واما أن يفشل فى ابداء أية حركة ويبقى كجسم خامل بالقرب من الصفيحة



شكل ٣ ـ ٦ : مراحل فيتكوين المغزل كما تتم فى البروتوزوا باربيولا نيمفا • الزوائد الشبيهة بالشريط هى السنترويولات ألرفيعة التى تختلف فى الطول من ١٥ ـ ٣٠ ميكرونا • السنتروموسومات هى الأجزاء الكرية عند النهايات الطرفية لسنتريولات والتى تمر خـلالها الشعاعات النجمية •

الاستوائية • ويؤكد هذا السلوك بوضوح تام الدور الذى يقوم بهالسنترومير كعضو خاص بالحركة •



شكل ٣ ـ ٧ : طرازان للمغزل كما يرى فى الدور الانفصالى • (١) الطراز المباشر ، حيث تصل ألياف المغزل الكروموسومات بالأقطاب مباشرة • (ب) الطراز غير المباشر ، حيث تتصل الكروموسومات بالألياف المستمرة

أما حركة الكروماتيدات التى تلى ذلك ، والتى يمكن الآن أن نعتبرها كروموسومات شقيقة ، فتساعدها فى بعض الكائنات استطالة المغزل • وفى النهاية تنجح الحركتان فى نقل الكروموسومات الى منطقتى القطبين حيث تقف حركتها ، ونتيجة لهذا الدور نجد أن الكروموسومات قد انفصلت طوليا لتعطى مجموعتين متماثلتين من حيث التركيب الوراثى •

الدور النهائى (تيلوفيز)

يتألف الدور النهائى من الفترة التى تستعيد فيها الكروموسومات تجمعها الى جسم نووى داخل غشاء • وقد تكون هذه الاستعادة للتنظيم بسيطة فى الأنسجة التى تنقسم خلاياها بسرعة • حيث ان كل انقسام ميتوزى يتبعه آخر بعد فترة وجيزة أو دون تأخير • أما اذا مضى وقت طويل بين انقسامين فان الكروموسومات تخفف من حلزنتها وتفقد قدرتها على الاصطباغ وأخيرا تأخذ مظهر نواة الدور البينى • وتظهر ثانية النويات وبوادى الكروموسومات ، اذا كانت أصلا موجودة طبيعيا •

انقسام السيتوبلازم

وتجرى عملية انقسام السيتوبلازم فى نفس الوقت الذى تسير فيه عمليات اعادة التنظيم ، أو فى الواقع فى المراحل الأخيرة للدور الانفصالى. وحيث ان هذه العملية تختلف الى قدر كبير فى خلايا النبات عنها فى خلايا الحيوان فالأمر يستدعى معالجة كل منها على حدة . على أنه يجب ذكر أنه فى بعض الكائنات ـ مثل الطحالب والفطر ذات الخلايا المتعددة النويات ـ لا يعقب انقسام النواة انقسام للسيتوبلازم مما يترتب عليه أن يكون الثالوس عديد النويات . فالعمليتان اذا ، انقسام النواة وانقسام السيتوبلازم ، عمليتان منفصلتان ومميزتان وذلك بالرغم من وجود تنسيق وترابط بينهما فى معظم أنواع الخلايا على وجه عام . ولقد أمكن بيان أن انقسام السيتوبلازم فى بيضات قنفذ البحر يمكن أن يتم دون وجود النواة . فقد أمكن تحفيز قطع من السيتوبلازم بعد نزع النواة منها لكى تدخل فى انقسامات متتابعة حتى تكونت كتلة بلغت حوالى خمسمائة خلية (هارفى ١٩٣٦) .وعلى ذلك يمكننا استخلاص أن العمليتين قد نشأتا مستقلتين الواحدة عن الأخرى أثناء التطور وأن القيمة الانتخابية لارتباط توفيقهما كانت كبيرة بدرجة كافية مكنت من استتبابهما كظاهرة منتظمة للخلايا المنقسمة .

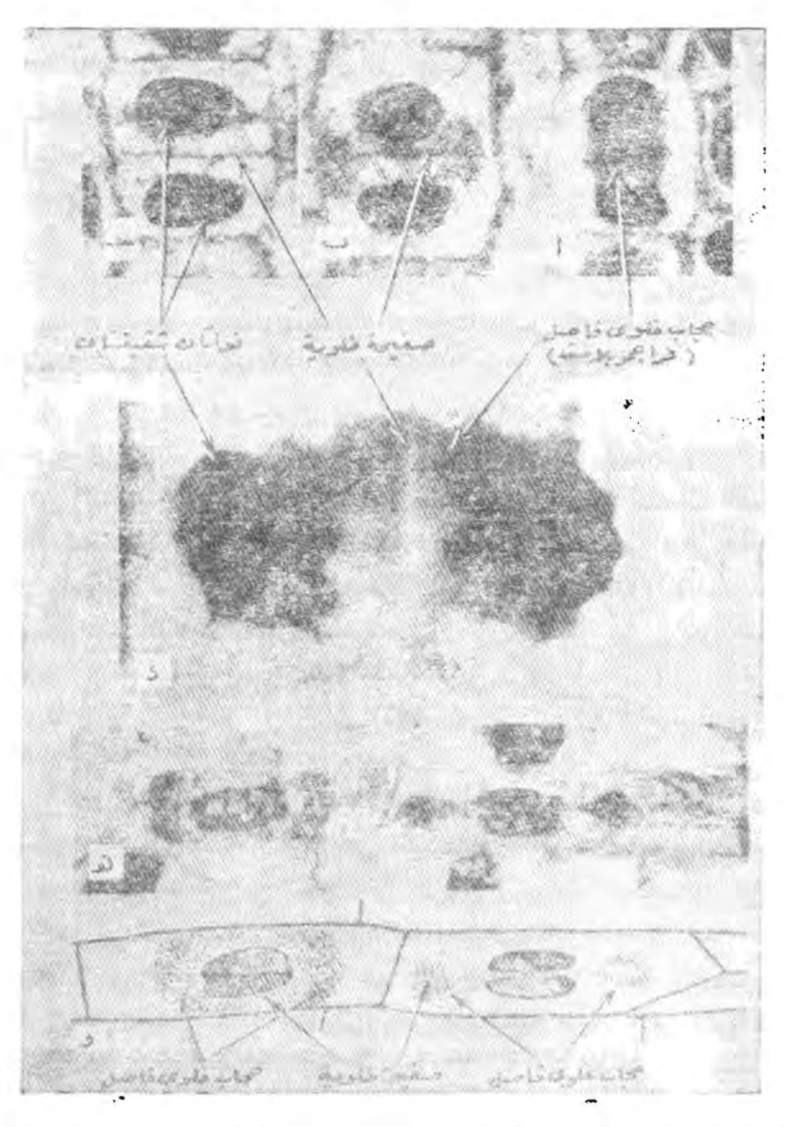
ففى الانسجة النباتية ، كالقمة النامية للجذر مثلا ، يتم انقسام السيتوبلازم عن طريق تكوين الصفيحة الخلوية . ففى الوقت الذى يعاد فيه تنظيم نواتى الدور النهائى ، تتسع المنطقة الاستوائية للمغزل لتكون الحجاب الخلوى الفاصل (الفراجموبلاست) (شكل ٣ ـ ٨) . واذافحص هذا الجسم من جهة القطب فانه يبدو أجوف حلقى الشكل . أما من الجهة الجانبية فانه يبدو كعجلة أو كبرميل ويزداد قطره مع تقدم عملية انقسام السيتوبلازم حتى يصل الى الجدر الجانبية للخلية حيث يختفى . وقبيل اختفائه يتكون خط رفيع من القطيرات أو الحبيبات (من الجهة الجانبية أو طبقة غشائية من الجهة القطبية) خلال الفتحة الوسطية للحجاب الخلوى الفاصل ، تتسع مساحته مع اتساع الحجاب الفاصل ، وفى النهاية يقطع الخلية الى جزأين . وهذا الغشاء هو الصفيحة الخلوية . والظاهر أنهامشتقة أصلا من المغزل ثم بعد ذلك من السيتوبلازم ، وهى التى تصبح الرقيقة الوسطى بعد تخللها بالبكتين وتكون كل من الخليتين الشقيقتين غشاء بلازميا حول كل من الخليتين المحصورتين بالجدار الجديد ويتزايد سمك

الجدار الابتدائى عن طريق ترسيب مواد يفرزها السيتوبلازم • وفى الخلايا الطويلة للكامبيوم الجانبى فى النباتات الراقية . حيث يكون مستوى الانقسام مع المحور الطولى للخلية ، فان الحجاب الفاصل يستمر وينمو لفترة طويلة بعد اتمام اعادة تنظيم نواتى الدور النهائى •

أما الانقسام السيتوبلازمى فى الحيوانات فيسير وفق عملية أخرى هى الاختناق فبينما تتكون الصفيحة الخلوية فى منطقة المغزل وتتسع للخارج ، فان عملية الاختناق تبدأ كحز فى الغشاء الخارجى عند موضع الصفيحة الاستوائية • ويتقدم هذا الحز للداخل حتى يفصل الخلية الى نصفين شقيقين• وقد تكون الخليتان الشقيقتان متساويتين فى الحجم ، كما هو صحيح بوجه عام فى انقسام الخلية فى النبات ، أو قد تكونان غير متساويتين تماما ، كما فى انقسام خلايا النيوروبلاست فى جنين النطاط • كما أن العملية قد تتباين تماما وفقا لما اذا كانت الخلية المنقسمة منفصلة عن باقى الخلايا أو بقيت متصلة بالخلايا المجاورة • وهكذا أمكن جراى (١٩٣١) أن يميز بين الانقسام الاختناقى الانفصالى والشعاعى •

ويحدث الانقسام الاختناقى الانفصالى فى الخلايا الحرة كخلايا الدم البيضاء أو خلايا مزارع الانسجة • فلا يطرأ تغير محسوس فى شكل الخلية حتى الدور الانفصالى وهنا تبدأ الخلية فى الاستطالة مع محور الانقسام الميتوزى وتنشط عملية رغونة فى السيتوبلازم فى المنطقتين القطبيتين • وتستمر هذه العملية التى تتكون من تكرربروز وسحبفقاعات بروتوبلازمية لمدة ثلاث أو أربع دقائق يشتد أثناءها اختناق الخلية • ثم تبدأ الخليتان الشقيقتان فى الابتعاد كل منهما عن الأخرى تاركتين فيما بينهما خيوطا سيتوبلازمية دقيقة شفافه • وبالرغم من أن عملية الرغونة من مميزات هذه الخلايا تماما . فان مغزاها ليس مفهوما .الا أنه من المعتقد أنها تتصل بتغيرات كيميائية تؤثر فى مرونة (رجوعية) الغشاء البلازمى •

أما الانقسام الاختناقى الشعاعى فهو من خصائص بيضات اللافقاريات البحرية حيث تنقسم الخلية الكروية لتعطى بلاستوميرتين متساويتين • ولهذه البيضات طبقة قشرية ، السيتوبلازم الشفاف (الهيالوبلازم) ، تحيط بها عند الحواف . وهناك دليل قوى على أن انسياب السيتوبلازم الشفاف (الهيالوبلازم) الى منطقة الاختناق فى الوقت الذى تستطيل فيه الخلية



شـكل ٣ ـ ٨ : نشـأة الصفيحة الخلوية وظهـور وسلوك الحجاب الخلـوى الفاصل (الفراجمو بلاست) ٠ (أ ـ حـ) مراحل متتالية فى خلايا الأطراف الجذرية فى البصل (آليـوم) ٠ (د) الصفيحة الخلوية فى خلية فى طرف جذرى فى النرجس (نارسيس) حيث تبدو كأنها قد تكونت من التحام سلسلة من الفقاعات ٠ (هـ ، و) منظر جانبى ومنظر سطحى للحجاب الخلوى الفاصـل المتكون ٠

يلعب دورا فى عملية انقسام السيتوبلازم ٠ ولكن الشك لايزال يحيـــط

بمغزى هذه العملية ٠ واذا حكمنا بما يطرأ على الكوكبين من تغيرات فى الحجم والشكل فان لهما أيضا دخلا فى هذه الظاهرة . الا أن التفسيرات التى يمكن ابداؤها هنا أيضا معترف صراحة بأنها تخيلية ٠ والغمر فى الماء الخالى من الكالسيوم أو الماء المحتوى على الأثير يؤثر ، على التوالى ، عـــلى السيتوبلازم الشفاف والكوكبين فيغير من سلوكهما الى الدرجة التى تتسبب فى تعديل الانقسام الخلوى أو منعه ٠

التتابع الزمنى للانقسام الميتوزى

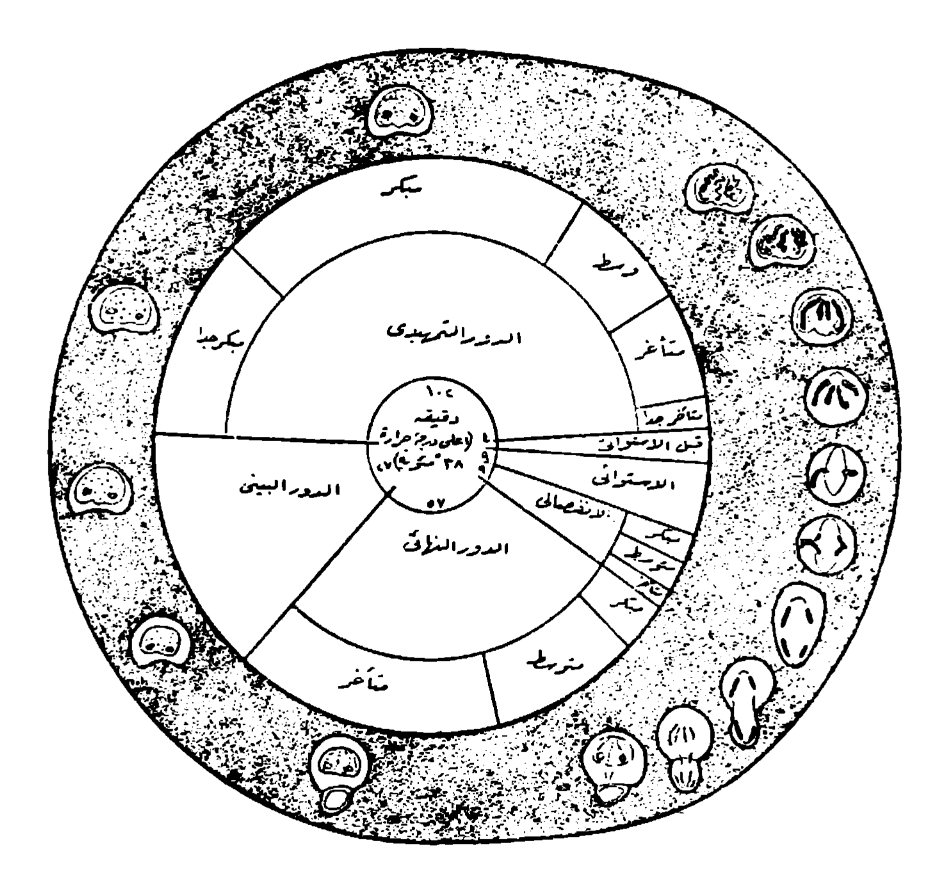
تختلف السرعة التى تتم بها الدورة الميتوزية اختلافا بينا ، حيث تتوقف المدة على الكائن والنسيج ودرجة الحرارة والعوامل البيئية الأخرى ٠

وتتم دورة الانقسام فى خلايا النيوروبلاست فى جنين النطاط فى حوالى ثمانى ساعات عند درجة ٢٦° مئوية (كارلسون ١٩٤١ ، ١٩٥٤) ٠ ويبين الشكل (٣ ــ ٩) الزمن النسبى الذى تستغرقه الأدوار المختلفة عند درجة ٣٨° مئوية حيث تختزل المدة الى ثلاث‌ساعات ونصف الساعة وربما ينطبـــق هذا التتابع للزمن النسبى جيدا على طرز كثيرة من انقسام الخلية ، الا أن الزمن الواقعى الذى تستغرقه العملية جميعها يختلف من كائن الى آخر ٠ ففى البكتيريا مثلا يتم الانقسام فى مزرعة فى المرحلة اللوغاريتمية للنمو كل ٢٠ دقيقة ٠ وفى خلايا الشعرة السدائية لنبات الترادسكانتيا يتم الانقسام ،تبعا لبيلر فى ٣٤٠ دقيقة ٠ بينما وجد آخرون فترات زمنية أخرى : ١٣٥ دقيقة عند درجة ١٠° مئوية و ٧٥ دقيقة عند درجة ٢٥° مئوية و ٣٠ دقيقة عند درجة ٤٥° مئوية فى نفس النوع من النبات ٠ ويأخذ الانقسام فى البوغ الصغير للترادسكانتيا ٣٠ ساعة تقريبا عند درجة ٣٠° مئوية ٠ وتنقسم الخلايا الحيوانية فى مزارع الأنسجة فى مدة تختلف من ١٦ الى ٤٠ دقيقة عند درجة ٣٧° مئوية مع مرور مدة تتراوح من ١٠ الى ١٢ ساعة بين كل انقسامين متتابعين (فيشر ١٩٤٦) ٠

وتكمــن الصعوبة الكبــرى لتحديد الاوقات التى يســتغرقها الانقسام الميتوزى ، فى عجز الفاحص عن ادراك بدء العملية بدقة ، ولكن بصفة عامة يمكن تقرير أن الدورين الاستوائى والانفصالى هما أقصر المراحل ثم يليهمـا الدور النهائى بينما يكون الدور التمهيدى أطولها نسبيا ٠

معنى الانقسام الميتوزى

ان انقسام الكروموسوم انقساما طوليا متساويا تماماً (أو تكاثره) الى كروماتيدتين وتوزيعهما الدقيق الى الخليتين الشقيقتين يضمن حصول هاتين الخليتين ، كما ونوعا ، على نفس التركيب الوراثى الذى كان للخلية الأصلية التى نشأتا منها ٠ ويتحقق بذلك التوارث السبطى سواء أكان من خلية الى خلية أم من كائن الى كائن ٠ وبهذه الوسيلة يمكن الاحتفاظ بثبات الأنواع ، وهى ظاهرة تدعو الى الاعجاب حقا عندما نأخذ فى الاعتبار الأعداد الهائلة من الانقسامات الخلوية التى حدثت خلال استمرار دوام الأنواع الموجودة حاليا منذ وقت نشأتها ٠



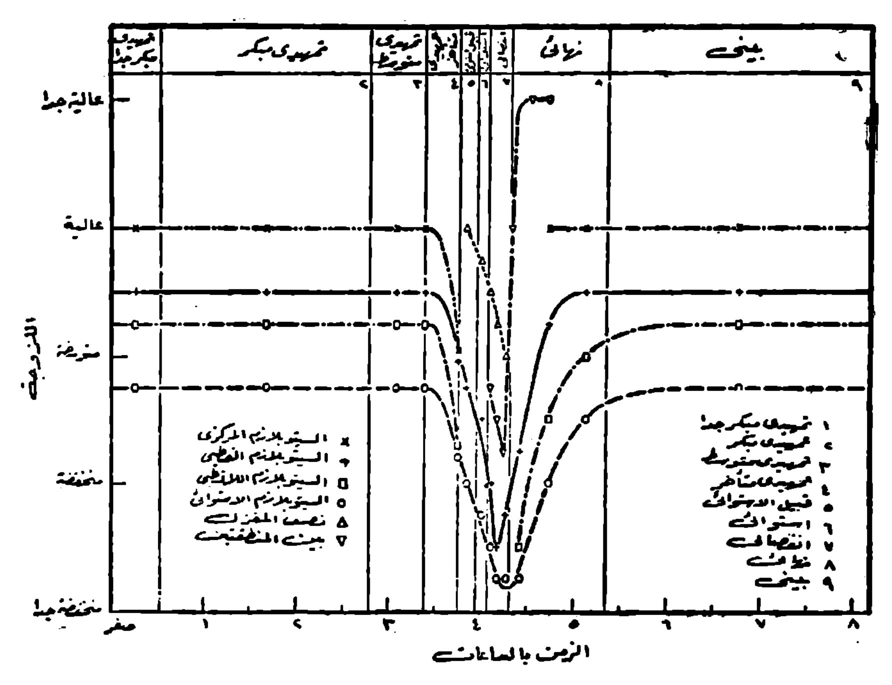
شكل ٣ ـ ٩ : الدورة الزمنية للانقسام الميتوزى فى خلايا النيوروبلاست فى النطاط كورتوفاجا فيريدىفاشياتا على درجة حرارة ٣٨ مئوية ٠

على أنه يمكن حدوث بعض الشذوذ • فقد يفشل انقسام السيتوبلازم أو النواة ، أو تحدث انفصامات تلقائية فى الكروموسومات ، أو توزيع غير متكافىء للكروماتيدات الشقيقة ، فى أى نسيج أو مجموعة من الخلايا ، ولكن هذه جميعا ، بصفة عامة ، أحداث نادرة الوقوع • واذا حدثت فى الخــلايا التوالدية فقد تنشأ عنها تغيرات ذات قيمة تطورية كامنة • وليس هناك مجال للشك فى أن مثل هذه التغيرات العشوائية تتكاثر وتبقى أحيانا وتؤدى الى تباين داخل النوع الواحد •

ومن الممكن ، تجريبيا ، احداث تغيرات فى عملية الانقسام ويكاد يكون ذلك تبعا للارادة • ولكن العملية تبدى ثباتا عجيبا فى حدود مدى الظروف البيئية التى تتعرض لها معظم الكائنات • ففى أطراف جذور بعض النباتات نجد انقسام الخلية منتظما عند درجة صفر مئوية وكذلك عند درجة ٤٠° مئوية غير أن سرعة الانقسام تختلف • وتظهر الحيوانات ذات الدم الحار درجة أقل من التحمل ، غير أن الانقسام الخلــوى يقف عنــد درجات الحرارة التى تقل عن ٢٤° مئوية أو أعلى من ٤٦° مئوية (فيشر ١٩٤٦) •

وفى الوقت الحاضر نشعر بأننا فى مسيس الحاجة الى الاجابة عن السؤال : لماذا تنقسم الخلايا ؟ حيث ان الجواب سيهيىء فهما أكثروضوحا لسبب أو أسباب النمو الخبيث الذى يتميز بصفة عامة بأن الخلايا المكونة له تنقسم بمعدل سريع غير طبيعى • ولم يقترح للآن حل واضح للنظام الذى يرتكز عليه الانقسام الخلوى وذلك بالرغم من عزل مادة الكينتين التى تنشط الانقسام الخلوى اذا وجدت بكميات ضئيلة جدا • والواقع ، أن فهمنــــا لفسيولوجية الخلية أثناء الانقسام ضعيف

وقــد بين هلبرون ويلسون (١٩٤٨) أن لزوجــة الخلية تتغير مع تغير أدوار الانقسام فتصل الى أدناها فى الدور الاستوائى والى اعلاها قبيل تكوين المغزل • ولذا يبدو المغزل كجزء مجفف من الخلية ، ولربما أمكن مقارنته بالأجسام المغزلية الشكل أو اللويمسات التى تنتج من تهلم بعض أنواع البروتينات • وينطبق هذا الطابع من اللزوجة على أجزاء مختلفة من الخلية ولكن الى درجات مختلفة (شكل ٣ ـ ١٠) • ولا يكاد يوجد شك فى حدوث تغيرات فى اللزوجة أثناء الانقسام الميتوزى وأنها تلعب دورا فى الانقسام الاختناقى وتكوين المغزل وبعض الظواهر الأخرى ولكن لاتزال العلاقات التى تربط ما بينها غير مفهومة تماما •



شكل ٣ ــ ١٠ : منحنيات تبين التغيرات فى اللزوجة فى مناطق الخلية المختلفة من الدور التمهيدى المبكر جدا الى الدور البينى الذى يليه • قدرت درجة اللزوجة تبعا لسرعة الحركة البراونية •

الانقسام الميوزى

بعد أن وضح من دراسات هرتفيج واشتراسبرجر أن العامل الأساسى فى الاخصاب فى كل من النبات والحيوان هو اندماج نواتى الجاميطتين الناتجتين من مصدر أبوى ومصدر أمى • وبعد أن وضح من أعمال باحثين آخرين أن نويات أى نوع معين من الكائنات والتى يجرى فيها الانقسام تحوى عددا معينا ثابتا من الكروموسومات • نتج عن ذلك الشعور بضرورة وجود نظام معوض يعمل على اختزال العدد الكروموسومى لكى يلغى الزيادة التى تنجت من الاتحاد الجاميطى • وقد أرسى فان بندن فى ١٨٨٣ ــ ٨٤ أساسا مبنيا على الحقائق لحل المشكلة حين بين أن كلا من الأبوين يمنح النسل عددا متساويا من الكروموسومات عند اندماج الاسبرم بالبيضة • وبذلك يكون ما يسهم به كل من الأبوين هو مجموعة مفردة أو أحادية من

الكروموسومات لنحصل فى الزيجوت على هيئة كروموسومية ثنائية المجموعة يمثل فيها كل كروموسوم مرتين ٠

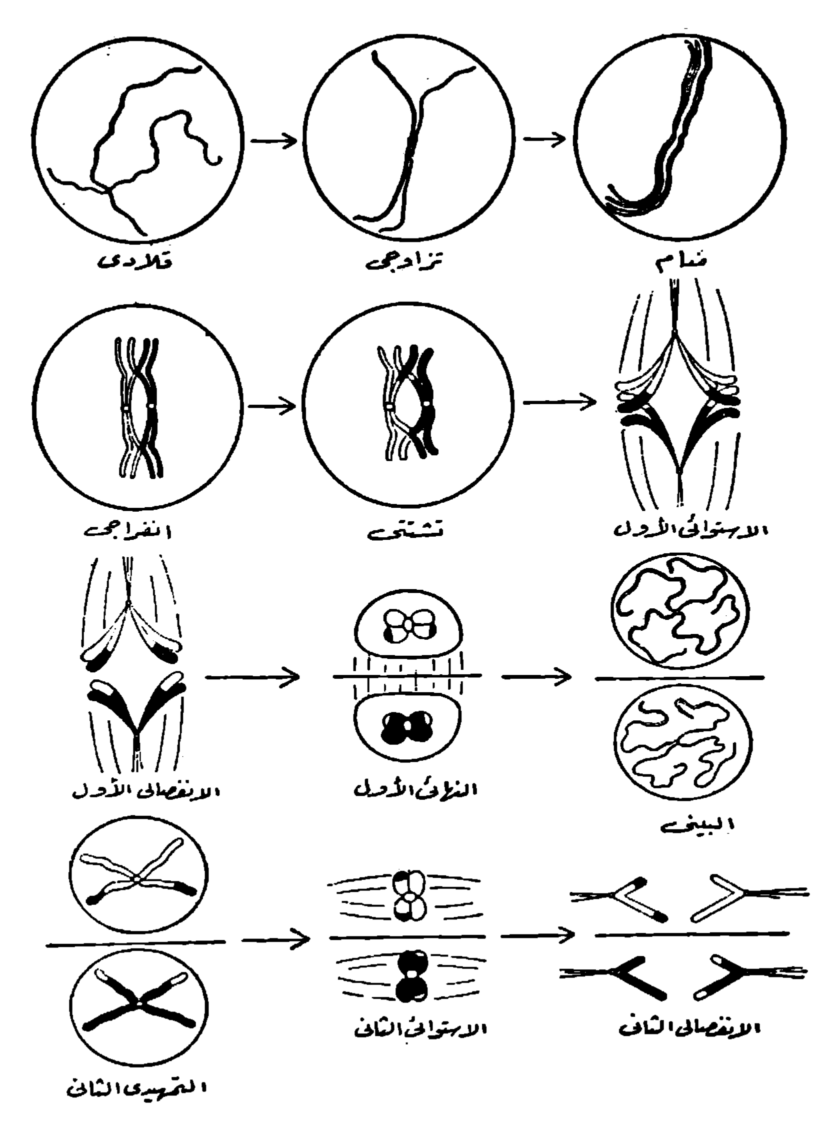
ونتيجة لادراك فايزمان فى سنة ١٨٨٧ للمشكلة المعروضة الى جانب ادراكه للأهمية الأساسية لهذه الكشوف السيتولوجية نحو إيجاد حل لها ، ودون معرفة كاملة للنظام الذى يحقق ذلك ، افترض أن اختزال عدد الكروموسومات يجرى فى الخلايا التوالدية لكل من النباتات والحيوانات بطريقة تقسيم الهيئة الكروموسومية الثنائية الى مجموعتين أحاديتين دون حدوث انقسام طـــولى لكل كروموسوم ٠ ولقد تحقق تنبؤة تماما ، حيث تبين أن الانقسام الاختزالى أو الميوزى يوجدان دائما فى جميع الكائنات ثنائية الجنس العامل ٠

فعملية الانقسام الميوزى اذاً هى طراز خاص من انقسام الخلية ٠ وهى العملية المضادة للاخصاب حيث انها تنصف عدد الكروموسومات ، وهى تتكون أساسا من انقسامين نوويين يتلو الواحد منهما الآخر فى تتابع سريع ٠ ويشمل الانقسام الأول انفصال الكروموسومات الذى تم ، خلال الدور التمهيدى، تزاوج كل منها مع قرينه ، والتى يكون أحد الكروموسومين فى كل زوج منها مستمدا من الأب والآخر مستمدا من الأم ٠ ويؤدى هذا الانفصال الى تكوين نواتين أحاديتى المجموعة ٠ ويشمل الانقسام الثانى الانفصال الطـــــولى لكروماتيــدتى كل كروموســوم فى كــل من هــاتين النــواتين الأحــاديتين مما ينتج عنه تكوين أربع نويات أحادية المجموعة ٠ فاذا صاحب هذا انقسام مناسب للســيتوبلازم مع بعض تحــورات لهذه الخلايا تتلو الانقســام فانه يتكون نتيجة لذلك الأبواغ اللاجنسية أو الجاميطات الجنسية ٠ والعملية كلها معقدة التفاصيل وتختلف كثيرا من نوع الى آخر ٠

وفى معظم الحيوانات ، يجرى الانقسام الميــوزى قبيــل الاخصـــاب مباشرة وينتج عنه تكوين الخلايا الجنسية ، الاسبرمات والبيضات ٠ويعطى اتحاد الاسبرم بالبيضة عند الاخصاب زيجوتا ثنائى المجموعة يكون نتيجة للانقسام الميتوزى جسما ثنائيا للمجموعة ٠

غير أن العلاقات الزمنية لتوقيت حدوث كل من الانقسام الميوزى والاخصاب تتباين فى النباتات ٠ ففى بعض الطحالب والفطر يجرى الانقسام الميوزى بعد الاخصاب مباشرة ٠ وعند انبات النواتج التى نحصل عليها ، وهى أبواغ لاجنسية ، تنمو الى ثالوس أحادى المجموعة ٠ ويعطى هذا الجسم

وهو الطور الجاميطى ، جاميطات عن طريق الانقسام الميتوزى • وفى الزيجوت الناتج من اتحاد الجاميطات يجرى الانقسام الميوزى (الاختزالى) دون أن يحدث به نمو آخر • وهكذا لا يتكون جسم للفرد ثنائى المجموعة •



شكل ٣ ـ ١١ : تمثيل تخطيطى لأدوار العملية الميوزية فى الانقسامين الأول والثانى •

أما النباتات الراقيــة ، وهى هنــا تشمل الحزازيات والسرخسـيات والنباتات البذرية وكذلك بعض الطحالب والفطر ، فان لها دورة حياة مماثلة باستثناء الزيجوت الثنائى المجموعة فانه يجرى به انقسامات ميتوزيةليكون طورا بوغيا ثنائى المجموعة يجرى به الانقســام الميوزى • وبالتالى يكون الطور البوغى أجساما متخصصة ، هى الحواصل البوغية ، يجرى بها الانقسام الميوزى • وهكذا فان الجسم النباتى الثنائى المجموعة يقع بين الاخصــاب والانقسام الميوزى وهو الذى يعطى صور الحياة النباتية المختلفة التى يألفها معظمنا • وفى أثناء تطــور النباتات الراقية أصبح الطور الجاميطى مختزلا من حيث تعقيد تركيبه ، وفقد استقلال وجوده ، فى نفس الوقت الذى زاد فيه حجم الطور البوغى وتفوقه • (الطالب الذى ليس له سابق علم بهذه التفاصيل يجدها فى أى كتاب مدرسى فى النبات) •

وللتبسيط ، قسم الانقسام الميوزى الى مراحل أو أدوار مختلفة لكل منها خصائص معينة تسمح بتمييز كل منها بسهولة (شكلا ٣ ــ ١١ ، ٣ ــ ١٢) وينقسم الدور التمهيدى (للانقسام الأول) ، وهو الدور الذى يقع به أعمق التحورات ، وهو أكثرها أهمية من الناحية الوراثية ، الى خمس مراحل منفصلة •

الدور القلادى

لا يختلف هذا الدور كثيرا عن الدور التمهيدى للانقسام الميتــوزى السابق وصفه وذلك فيما عدا الخلايا والنويات فى الأنسجة الميوزية فانها تكون عموما أكبر حجما منها فى الأنسجة الجسمية المحيطـــة • وكذلك الكروموسومات تكون أكثر طولا وأشد رفعا • وبخــلاف الكروموســومات الميتوزية يمكننا أن نرى سلسلة من الجسيمات تشبه الخرز على مدى طولها تعرف بالحبيبات الصبغية أو الكروموميرات • وهى ، فى حدود مقدرتنا على الحكم ، ثابتة فى العدد والحجم والموقع (شكل ٣ ــ ١٣) • وبفضـــل هذا الثبات أمكن لباحث السيتولوجيا أن يستفيد منها كعلامات استدلالية لتعريف كروموسومات معينة ، وقد قدر بللنج (١٩٣١) أنه يوجد ما بين ١٥٠٠ الى ٢٥٠٠ كروموميرة فى المجمــوعة الكروموســومية الكـاملة لنبات الزنبق • وكان فى ذلك الوقت يعتبر أنها مواقع الجينات وأن كل كروموميرة تمثل جينا • غير أنه ، منذ ذلك الوقت ، لم يمكن قط فى الذرة بيان وجود

أكثر من جين واحد فى الكروموميرة الواحدة بل أن الجينات أيضا توجد فى المناطق المحصورة بين الكروموميرات ٠

وترتيب الكروموسومات فى نواة الدور القلادى ليس دائما ترتيبا عشوائيا ٠ ففى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى نبات الزنبق تتجمع الكروموسومات بصورة كثيفة الى جانب واحد تاركة باقى جوانب النواة خالية ٠ ومعنى هذا الترتيب ، المعروف بالتجمهر ،ليس واضحا بالرغم من أنه قد يكون ذا صلة بظاهرة أخرى أكثر انتظاما وعلى الأخص فى الخلايا الأمية للاسبرمات فى كثير من الحيوانات ، حيث تكون الكروموسومات فى هذه الخلايا فى حالة استقطاب فنجد أطراف الكروموسومات ممتدة معا الى ذلك الجانب من النواة الذى يوجد فيه السنتروسوم وتمتد الأجزاء الباقية من الكروموسومات الى وسط النواة ٠ ولا يمكن أن يكون هذا الاستقطاب ، الذى قد يستمر حتى الدور الضام ، قد نشأ نتيجة لتوجيه فى الدور النهائى للانقسام الميتوزى السابق للانقسام الميوزى حيث ان هذا يؤدى الى توجيه السنتروميرات وليس الى أطراف الكروموسومات ٠ ويبدو أن هناك تجاذبا محددا من نوع ما بين أطراف الكروموسومات وبين السنتروسوم مما ينجم عنه حدوث الاستقطاب ٠ كما يمكن تفسير قلة حدوث الاستقطاب فى النباتات الراقية على أنه يرجع الى عدم وجود سنتروسوم محدد ٠

الدور التزاوجى

يبدأ تزاوج أو تلاصق الكروموسومات فى الدور التزاوجى بأن تنضم جنبا الى جنب وتتلاصق تلاصقا وثيقا ٠ وحيث أن كلا من الابوين قد أسهم بمجموعة أحادية من الكروموسومات لكل فرد ثنائى المجموعة من النسل وحيث ان الكروموسومات التى أسهم بها الاسبرم تماثل تلك التى أسهمت بها البيضة ، فيما عدا بعض الاستثناءات مثل كروموسومات الجنس ، فان جميع الخلايا الثنائية المجموعة تحتوى على أزواج متماثلة أو متناظرة من الكروموسومات ٠ ويتزاوج كل من هذه الكروموسومات على مدى طوله مع قرينه فى طابع مميز للنوع ٠ ولربما أن الاستقطاب يساعد ابتداء تزاوج القرينين ٠

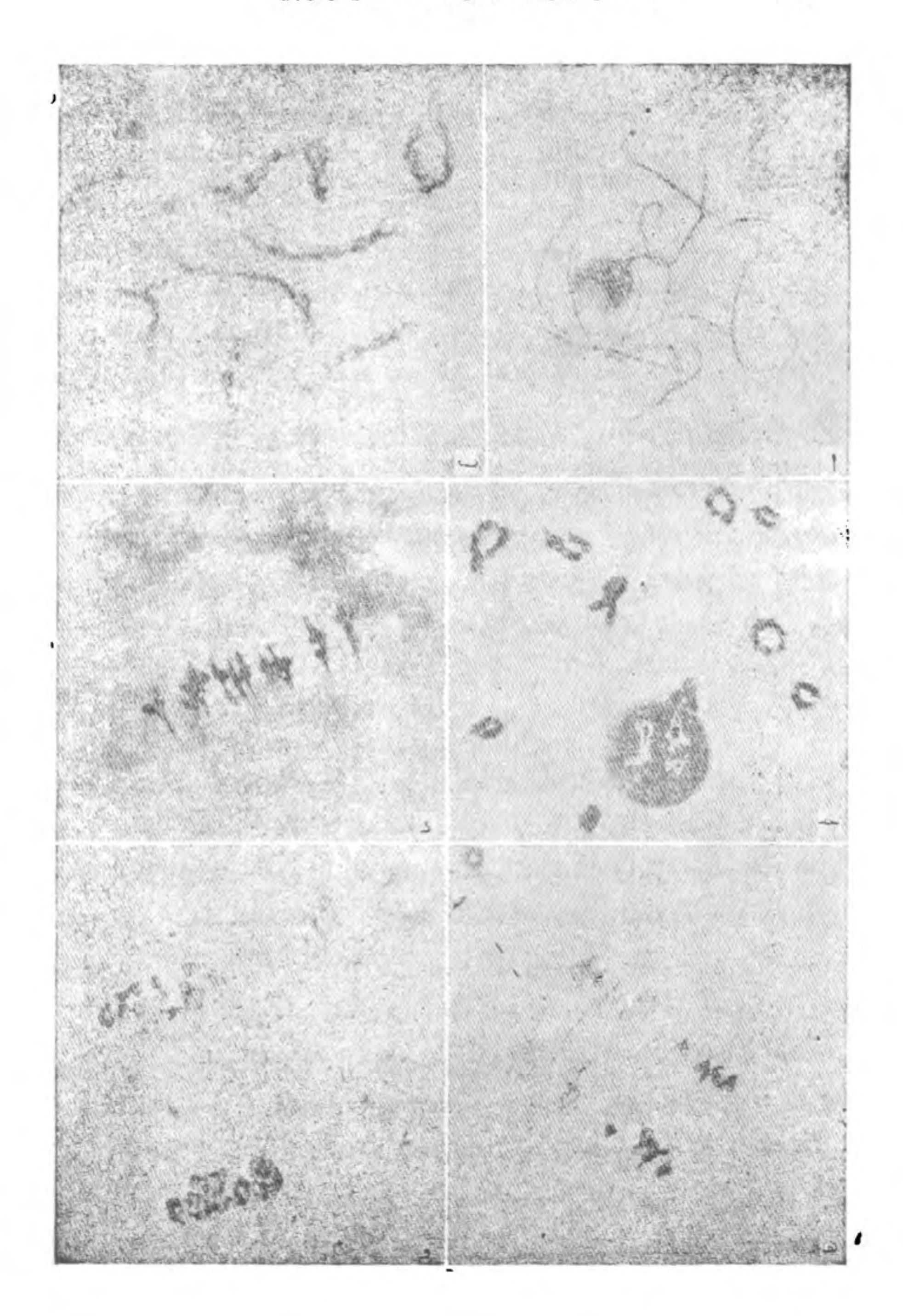
وكما بين دارلنجتون (١٩٣٥) فى الفريتيلاريا ، قد يبدأ التلاصق

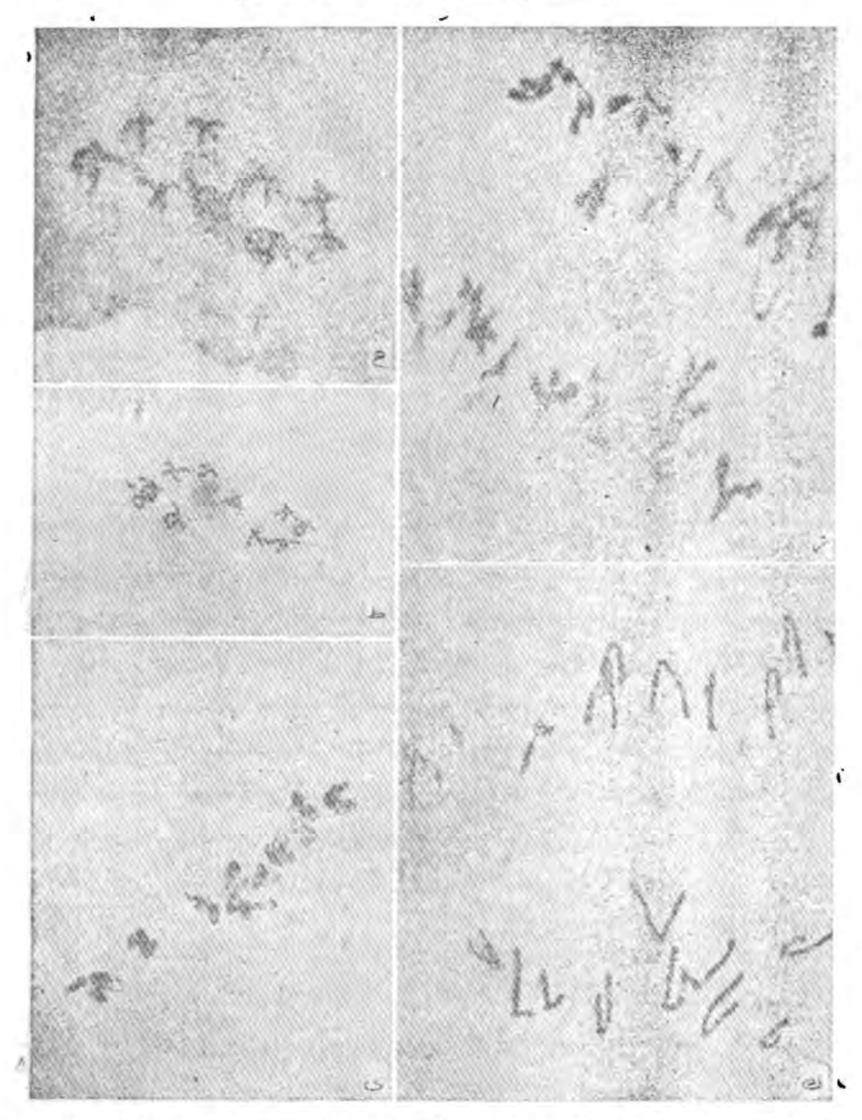
عند أى عدد من المواضع على طول الكروموسوم • فقد يكون التزاوج طرفى البداية فيبدأ عند الأطراف ويمتد على طول الكروموسوم أو قـد يكـــون سنتروميرى البداية فيبدأ عند السنترومير ويمتد نحو الأطراف أو قد يكون وسطى البداية فيبدأ عشوائيا من أى موضع أو فى عدة مناطق فى نفس الوقت • وعلى أى الحالات ، فانه بمجرد بدء عملية التلاصق تسير فىمنوال يشابه حركة المشبك المنزلق فتضم معا الكروموسومين النظيرين على مـدى كامل طولهما • ولا تزال القوة التى تسبب التزاوج مجهولة فى انتظار تفسير فيزيائى لها ، ولكن ليس هناك شك فى حقيقة وجودها •

وقد تبين من دراسة كائنات ثلاثية بهاثلاثمجموعات من الكروموسومات المتناظرة ، أنه بالرغم من امكان التزاوج بين جميع الكروموسومات الثلاثة المتناظرة معا ، فانه لم يكن هناك موضع واحد كان التزاوج فيـه لأكثـــر من كروموسومين فى نفس الموضع فلم تتزاوج أبدا الكروموسومات الثلاثة المتناظرة معا فى نفس الموضع فى تلاصق ثلاثى فى الخلايا الميوزية •

الدور الضام

اذا اعتبر الدور التزاوجى هو فترة لنشاط التزاوج فان الدور الضام يعتبر مرحلة ثبات • فاذا كانت هناك أجزاء من الكروموسومات ما زالت دون تزاوج حتى ابتداء الدور الضام فانها تبقى كذلك • والكروموسومات التى تظهر أكثر سمكا تبدو كأنها موجودة بالعدد الأحادى المجموعة • ولكنيمكن ادراك أن كل خيط ما هو الا كروموسومان متضامان بشـدة • ويشـــار الى هذه الازواج بالوحدات الكروموسومية الثنائية • ونجد فى بعض الأنواع أن الكروموسومين النظيرين المتزاوجين يلتف كل منهما حول الآخر (التفافا نسبيا) ولكن من غير المعروف اذا كان هذا يحدث فى جميع الكائنات • وترى النوية بوضوح فى هذا الدور ويتصل بها كروموسومات معينة (شـــكل ٣ ــ ١٤) • وقد تطول كثيرا فترة الدور الضام ، كما فى الذرة ، ولذا فان هذه المرحلة توفرواحدة من أكثر مراحل الدور التمهيدى الميوزى سـهولة فى التمييز •



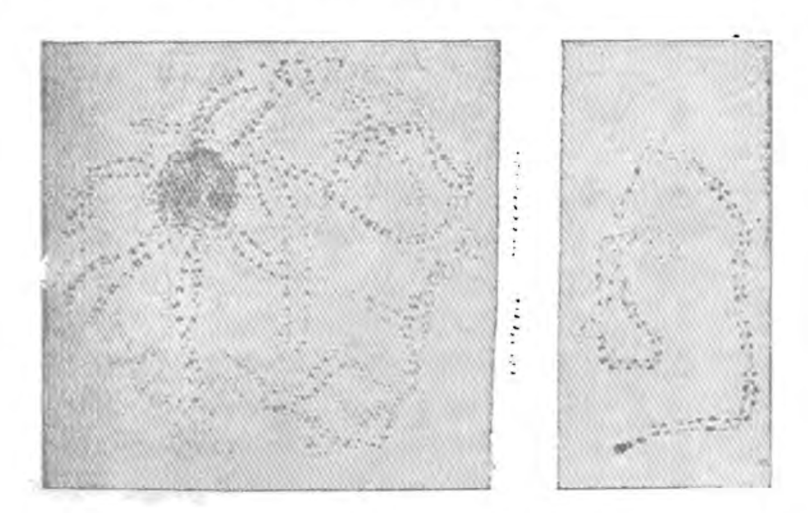


شكل ٣ ـ ١٢ : العملية الميوزية فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى الذرة • لم يمثل الدوران ، القلادى والتزاوجى حيث أنهما ، فى هذا الكائن ، من الأدوار التى يصعب تصويرها جيدا • (أ) الدور الضام حيث تتصل النوية بالكروموسوم السادس عند المنظم النويى الداكن الاصطباغ ، حيث ترى عقد واضحة على الكروموسوم السابع (أعلى) وعلى الكروموسوم الخامس (أسفل فى الوسط) • (ب) الدور الانفراجى حيث تبدأ أجزاء الكروموسومات النظيرة المتزاوجة فى الانفراج بعضها عن بعض • (ج) الدور التشتتى • (د) الدور الاستوائى الأول (هـ) الدور الانفصالى الأول ، وقد تأخر الانفصال فى أحد الأزواج • (و) الدور البينى (ز) الدور الانفصالى الأول وحلزنة الكروموسومات به أكثر تفككا نوعا ما عنها فى هـ • (ح) الدور التمهيدى الثانى المبكر • والأجسام الداكنة الاصطباغ من المادة المغلفة (ط) الدور التمهيدى الثانى المتأخر بتكيبه أقل نوعا ما • (ى) الدور الاستوائى الثانى (ك) الدور الانفصالى الثانى •

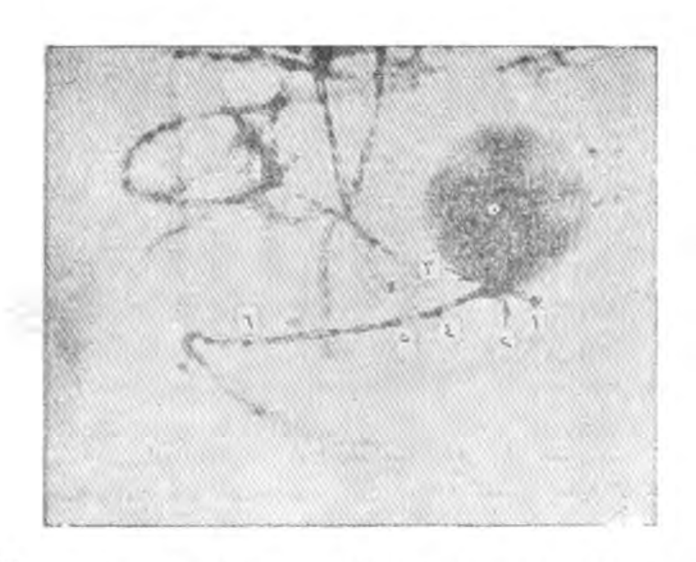
الدور الانفراجي

يبدأ الدور الانفراجي مع ظهور انفراج طولي بين الكروموسومات المتزاوجة (شكل ٣ ـ ١٣) • وفي نفس الوقت تظهر بوضوح الطبيعة الثنائية لكل كروموسوم يتبين أن كل وحدة كروموسومية ثنائية تتألف من أربع كروماتيدات • ومع انتهاء العلاقات التزواجية الباكيتينية يبدأ الكروموسومان النظيران في الابتعاد الواحد منهما عن الآخر • غير أن الابتعاد يكون عادة غير تام حيث أن الكروموسومات المتزاوجة تبقى متصلة في نقطة أو أكثر على مدى طولها (شكل ٣ ـ ١٥) • وتأخذ الوحدا تالثنائية نتيجة لذلك ، مظهرا صليبيا اذا كان هناك موضع واحد للاتصال ، أو شكل حلقة اذا كان هناك موضعان للاتصال ، أو شكل سلسلة من الحلقات اذا كان هناك ثلاثة مواضع أو أكثر للاتصال • وكل نقطة من نقط الاتصال هي كيازما (الجمع كيازمات) ، ويمكن أن نرى في التحضيرات الواضحة للدور الانفراجي أن اثنين من الكروماتيدات ، واحدة من كل كروموسوم ، تعبر كل منهما الأخرى (يتصالبان) • وحيث أن الكروماتيدتين الشقيقتين لكل كروموسوم لا تنفصلان جانبيا الواحدة عن الأخرى ، فان الكيازما التي هي نقطة تبادل تحفظ تركيب الوحدة الثنائية • وقد درست طبيعة الكيازما ونظام تكوينها دراسة فعالة ونوقشت . ولكن فيما عدا الاشارة الى أن الكيازمات ، بوجه عام ، هي التعبير السيتولوجي للعبور الوراثي ، وسيرجأ الموضوع الى باب قادم حتى يستوفى ما يستحقه من معالجة تفصيلية لتوضيحه •

ويتباين عدد الكيازمات ومواضعها التقريبية ، حيث أنها تتوقف على نوع الكائن قيدالبحثوطولالكروموسومات• وفيالعادةنجد بالكروموسومات الطويلة عددا من الكيازمات أكثر من الموجود بالكروموسومات القصيرة • ولكن يظهر أن كل كروموسوم ، حتى القصير منها يمكنه أن يكون ولو كيازما واحدة على الأقل لكل وحدة ثنائية • وفي بعض الأنواع ، تميل الكيازمات الى أن تتكون بنسبة أعلى عند أطراف الكروموسومات ، ولذلك تبدو طرفية الموضع • وقد توجد الكيازمات الوسطية في أي موضع على مدى طول أذرع الكروموسومات • والمعتقد أن الكيازمات الطرفية كانت أصلا وسطية ثم تحركت بعد ذلك الى موضع طرفي • وقد أطلق على هذه الحركة التي تجري وتستمر حتى الدور الاستوائي اسم عملية الانزلاق الطرفي (شكل ٣ ـ ١٦) • وقد تتكون الكيازمات الوسطية في موضع ثابت قرب السنترومير

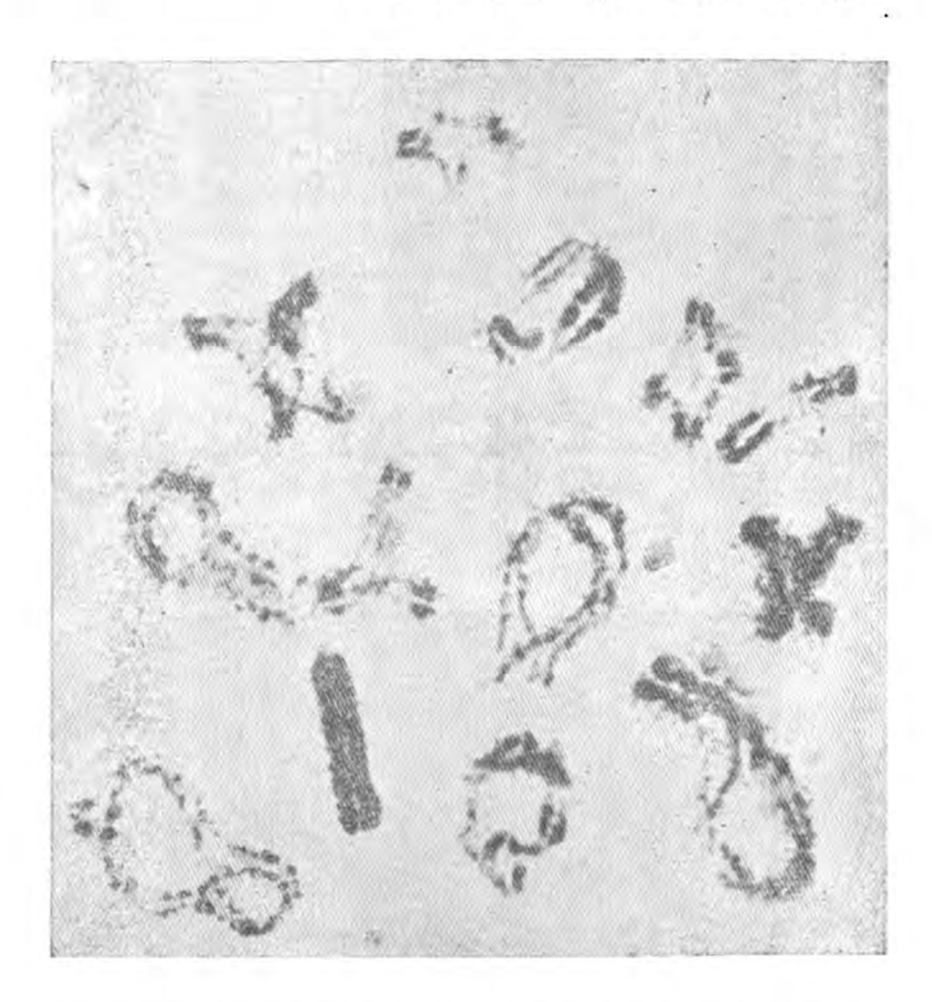


شكل ٣ ـ ١٣ : الدور الضام أو الانفراجى المبكر فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى التريليوم مبينا العلاقات بين الكروموسومين النظيرين والطابع الكروموميرى . الجسم الداكن الكبير هو النوية ، وفى الشكل الى اليسار ترى بضعة كيازمات .



شكل ٣ ـ ١٤ : الدور الضام فى خلية أمية للأبواغ الصغيرة فى الذرة تبين الكروموسوم السادس متصلا بالنوية . ويدل الرقم ٣ على المنظم النويى الداكن الاصطباغ والرقم ١ على الكروموميرة الطرفية والارقام ٢ ، ٤ ، ٥ ، ٦ مناطق أخرى يمكن التعرف عليها .

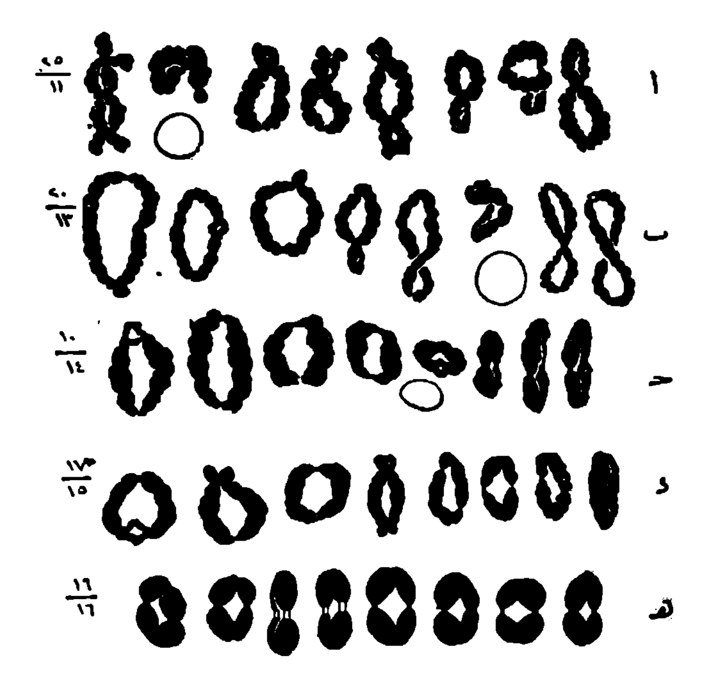
كما فى آليوم فيستيولوسوم ، وكما فى بعض أنواع النطاط ، أو أنها قد تتوزع بمحض المصادفة وهو الأعم • وقد وصل العدد فى الكروموسومات الطويلة فى الفول الى اثنتى عشرة من الكيازمات •



شكل ٣ ــ ١٥ : الدور الانفراجى او التشتتى المبكر فى خلية أمية للاسبرمات فى النطاط شيزتوسيركا جريجاريا • يرى الكروموسوم X المفرد كقضيب شديد الاصطباغ •

وفى أثناء الدور الانفراجى تنشط الكروموسومات فى عملية الانكماش وتتضح طبيعتها المحلزنة • وهناك خلاف فى الرأى بين علماء السيتولوجيا فيما يتعلق بالوقت الذى تبدأ فيه الحلزنة . فيعتبر البعض أن الكروموسومات

تأخذ فى الحلزنة مبكرة ابتداء من الدور القلادى ولكن لا ترى الحلزنةبوضوح مؤكد الا فى الدور الانفراجى • وهناك طرق فنية مختلفة لمعاملات سبقية ، يستخدم فيها سيانيدالبوتاسيوم وأبخرةالنوشادروالحرارة ،يمكن استعمالها لبيان وجودها بوضوح • وينشأ عن تكوين الحلزنة اختزال واضح للطول الكلى للكروموسومات • وفى خلال هذا الوقت قد يضمحل حجم النوية كثيرا بالرغم من أنها تستمر محتفظة باتصالها بالكروموسوم أو الكروموسومات المعينة •



شكل ٣ ــ ١٦ : كروموسومات ميوزية فى كامبانيولا برسيسيفوليا تبين التغيرات فى شكل الكروموسومات بين الدور الانفراجى (ا) الى الدور الاستوائى (هـ) مع تقدم الانزلاق الطرفى نحو الاكتمال • وقد أعطى عدد الكيازمات ، الكلى والطرفى فى كل نواة لكل دور • النوية مبينة كدائرة فارغة •

وهناك طراز من السلوك فى الدور الانفراجى محور قليلا يوجد فى الخلايا الأمية للبيض فى الضفدعة وبعض السمك والخلايا الأميه للاسبرمات فى بعض الحشرات المعينة حيث تصبح الكروموسومات ، مع دخولهافىالدور الانفراجى غير جلية تماما ويصعب مشاهدتها • ومن المعتقد أنها بدلا من

الانكماش عن طريق تكوين أجسام محلزنة فانها تتخلخل وتتفكك وتفقد قدرتها على الاصطباغ الشديد • وفى معظم الحالات ترتبط هذه الظاهـرة بنمو السيتوبلازم ، وأكثر ما تشاهد ، بوجه عام ، فى البيضات التى تمر فى فترة طويلة للتكوين ، حتى تختزن مواد احتياطية على هيئة مح •

الدور التشتتى

ان الفصل بين الدورين التشتتى والانفراجى ليس دقيقا ، فانه بالرغم من أن الدور التشتتى يتميز بأن الكروموسومات تكون أشد انكماشا ، ورغم اختفاء النوية أو انفصالها من الكروموسومات التى كانت تتصل بها ، ورغم التـوزيع المنتظم للوحدات الكروموسومية الثنائية فى جميـع أنحاء النـواة فان الكروموسومات خلال هذا الدور تستمر فى الانكماش عن طـريق اشتداد ضم حلقات الحلزنة ، فتتخذ الوحدات الثنائية ، نتيجة لذلك ، شكلا أكثر استدارة ويتصل النظيران كل منهما بالآخر عادة عند نهايتيهما الطرفية ، وهذا الاتصال هو نتيجة انزلاق الكيازمات اثناء انكماش الكروموسومات • وفى الحالات التى تكون الكروموسومات فيها صغيرة فان الوحدات الثنائية قد تأخذ شكلا كرويا وتمثل الاتصالات الطرفية بقايا أية كيازمات سابقة أما فى حالة الكروموسومات الطويلة التى تحتوى على عدد من الكيـازمات ، فان الانزلاق لا يكون كاملا أبدا على هذا النحو • وهكذا قد تأخذ وحـدة ثنائية معينة أشكالا مختلفة وذلك تبعا لعدد وموضع الكيازمات الموجـودة وتبعا لموقع السنترومير •

الدور الاستوائى

يتميز الدور الاستوائى باختفاء الغشاء النووى تماما وتكوين المغزل ، ويتكون الأخير بنفس الطريقة التى يتكون بها فى الانقسام الميتوزى • وبالمثل ، كما فى الانقسام الميتوزى ، تتجمع الوحدات الثنائية على الصفيحةالاستوائية حيث يتم فيما بعد توجيهها فى الاتجاه المناسب • وقد وصف بعض البحاث مرحلة تحضيرية قبيل الاستوائى تشمل الفترة بين انحلال الغشاء النووى والظهور الكامل للمغزل • وتمثل هذه المرحلة فى بعض الحشرات ، مثـل

المانتيدات ، جزءا واضحا من الدورة الميوزية ، حيث انه يجرى خلالها عملية امتطاط للكروموسومات تزيد فى طولها كثيرا ٠

وهناك فرق يجب الاشارة اليه بين كروموسومات الانقسام الميتوزى وكروموسومات الانقسام الميوزى ٠ ففى الانقسام الميتوزى نجد أن للكروموسوم فى الدور الاستوائى سنترومبرا غير منقســم وظيفيا ينتظم هو وسنترومبرات باقى الكروموسومات وتترتب على الصفيحــة الاستوائية ٠ أما فى الانقسام الميوزى ، فاننا نجــد بكل وحدة ثنائية سنترومترين غير منقسمين وظيفيا وبدلا من أن يترتبا على الصفيحة الاستوائية فانهما يتوجهان مع المحور الطويل للمغزل ، وينظم المسافة بينهما موضع أقرب كيازما لهما ٠ وفى هذا الوقت ، وقبيل انفصال كروموسوما الوحدة الثنائية ، يظهر وجود تنافر قوى بين السنترومبرين النظيرين وذلك لأنه اذا كانت الكيازمات مجاورة للسنترومبرين بحيث تجعل كلا منهما قريبة من الأخرى فان منطقة الكروموسوم المحصورة بين السنترومبر وأقرب كيازمات لها تبدو بوضوح أنها تحت ضغط حيث انها تظهر مشدودة لدرجة أن قطر المنطقة يصبح غالبا أقل كثيرا عن قطر باقى الكروموسوم ٠

الدور الانفصالى

يتألف الدور الانفصــالى من حركة الكروموسومات من الصـــــفيحة الاستوائية الى القطبين ٠ وخلافا للانقسام الميتوزى الذى تنقسم فيــــه السنترومبرات وتمر الكروماتيدات الى القطبين المتقابلين ، فان السنترومبرين الموجودين بكل وحدة ثنائية فى الانقسام الميوزى لا يكونــان منقســـمين ويتحركان فى اتجاه القطبين المتقابلين مما يترتب عليه أن يكون الانفصال بين الكروموسومات وليس بين الكروماتيدات ٠ وبهذا تتكون كل مجمـــوعة انفصالية من مجموعة أحادية من الكروموسومات بدلا من مجمـــوعتين من الكروماتيدات ٠ وعلى هذا النحو ينتج عن الانقسام الأول للعملية الميوزية اختزال للعدد الكروموسومى ٠

وعندما تبدأ الكروموسومات حركتها فى اتجاه القطبين ، تفقـــــد الكيازمات تأثيرها القابض وتفرج عن الكروموسومات التى تنفصل ، والكيازمات هى ، فى غالب الأمر ، الوسيلة التى تحتفظ باشتباك الكروموسومات النظيرة

فى أزواج مكونة الوحدات الثنائية • ويحدث هذا ، بكل بساطة ، بتباعد كروماتيدتى كل كروموسوم • ومع تحرك الكروموسومات تنفتح الكروماتيدات كل منها بعيدا عن شقيقتها ولا ترتبطان معا الا عند السنترومير غير المنقسم •

الدور النهائى

ليس من الضرورى دائما أن يكون الدور النهائى والدور البينى من المراحل التى تؤلف دورة كاملة للانقسام الميوزى • وفى أغلب الكائنات ، يتكون فى الدور النهائى غشاء نووى ويجرى اعادة تنظيم للكروموسومات مع تفكك تكوينها المحلزن • والنطاط والذرة والترادسكانتيا تتبع هذا المنوال مع تأخير يختلف فى مدته يقع بين الانقسام الأول والانقسام الثانى للعملية الميوزية • غير أن الكروموسومات فى دور الانفصال فى الانقسام الميوزى الأول ، فى الخلايا الأمية لحبوب اللقاح فى التريليوم ، توجه نفسها عند القطب عقب اختفاء المغزل وتمر مباشرة الى الانقسام الثانى • وتحتفظ الكروموسومات بحلزنتها ، وفى الواقع تستمر الحلزنة حتى الدور البينى الذى ينهى الانقسام الميوزى •

الانقسام الثانى للعملية الميوزية

تتم العملية الميوزية بعد أن تنقسم كل من النواتين الأحاديتين بطريقة هى فى أساسها ميتوزية ، وفى الواقع غالبا ما يشار اليها بالانقسام الميوزى الميتوزى ، وينتج عنه أربع نويات أحادية المجموعة • ويتوقف وجود أو عدم وجود دور تمهيدى ميتوزى عادى على وجود أو عدم وجود دور بينى •

وعلى أية حال ، فهناك ثلاثة فروق تخدم فى تمييز الانقسام الثانى للعملية الميوزية من الانقسام الميتوزى • أولها أن الكروموسومات توجد بالعدد الأحادى ، ثانيها أن كروماتيدتى كل كروموسوم تكونان متباعدتين ولا تظهران أية لولبة نسبية • وثالثها أن كل كروماتيدة قد تكون مختلفة تماما وراثيا عن تركيبها الذى كانت عليه عندبدء العملية الميوزية • وهذا يتوقف بالطبع على عدد المرات التى اشتركت فيها كل كروماتيدة فى تكوين الكيازمات وحيث ان تكون الكيازما بوجه عام ، هو التغير السيتولوجى

للعبور الوراثى فان الجينات الواقعة على طول الكروموسوم قد توجد فى توافيق البلية مختلفة تماما •

ونظرا لأن اختزال العدد الكروموسومى يقع فى الانقسام الميوزى الأول فقد سمى بالانقسام الاختزالى تفارقا مع التسميةالانقسامالشطرىأو الانقسام الميوزى الثانى الذى يكون ميتوزيا فى جوهره والذى يتم فيه انفصـــــال الكروماتيدات الشقيقة • كما يستعمل أيضا الاصطلاحان الانقسام الميوزى I والانقسام الميوزى II للدلالة على هذين الانقسامين •

والنتيجة النهائية للعملية الميوزية هى انتاج أربع نويات أو خلايا أحادية المجمـــوعة من الخليـــة الأصيلة الثنائيـــة المجموعة • ويجـرى بهـذه الخلايا تحورات تبعا للنظام التناسلى للكائن موضع البحث •

انقسام السيتوبلازم فى الخلايا الميوزية

ان تجزئة الخلية الميوزية الأصلية بتكوين جدر أو أغشية قد يتم أو لا يتم • فالعملية تتباين الى درجة كبيرة من نوع لآخر •

وفى النباتات الراقية ، عند نهاية الانقسام الأول للعملية الميوزية ، تكون عادة الخلايا الميوزية أو الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة جدارا عرضيا فى مستوى متعامد مع محور الانقسام • وعند نهاية الانقسام الثانى ، تكون جدارا ثانيا عموديا على الجدار الأول ويقسم كلا من الخليتين • ويكون لكل من الخلايا الأربع أو الأبواغ الصغيرة جدارها الخاص بها ، ومع ازديادها فى الحجم تنطلق وتحرر نفسها من جدار الخلية الميوزية الاصلية • وفى بعض الأنواع كما فى الجنس أريكا قد تبقى الأبواغ الأربعة معا وتنتشر كرباعيات بوغية •

أما فى بايونيا ، فان عملية تكوين الجدار تكون مختلفة فلا تتكونأى جدر الا بعد الانقسام الثانى للعملية الميوزية حين يتكون معا فى نفس الوقت الجداران المتعـامدان • وتختلف عمليـات تكوين الجـدر اختلافا كبيرا فى النباتات الدنيئة • ويمكن للطالب الرجوع للتفاصيل الخاصة الى كتاب شارب (١٩٣٤) •

ويتشابه سلوك الخلايا الأميـة للاسبرمات فى الحيـوانات مع سـلوك

الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى النباتات الراقية ، فى أنه يتكون من خلية ميوزية واحدة أربع خلايا • غير أن انقسام السيتوبلازم يكون عن طريق عملية الاختناق تماما كما فى انقسام الخلايا الجسمية فى الحيوان •

ويكون الناتج النهائى للانقسام الميوزى فى مبايض الحيوانات مقصوراً على خلية واحدة عاملة هى البيضة • أما فى النباتات فتختلف العملية والنواتج النهائية ، من مجموعة نباتية الى أخرى وربما كان أكثر تحقيقا للفائدة أن نرجىء معالجة طرق تكوين هذه النواتج الى القسم التالى من هذا الباب •

التـكاثر

يرتبط دخول العملية الميوزية فى دورة حياة الكائنات بدخول نظام آخر مضاد فى نتائجه وهو اتحاد الجاميطات ،اندماج الخلايا أو النويات ، وحيث يختزل الانقسام الميوزى العدد الكروموسومى من الحالة الثنـــائية للمجموعة الى الحالة الأحادية فان الاتحاد الجاميطى يستعيد الحالة الثنائية للمجموعة باتحاد الخلايا الأحادية المجموعة والتى تسمى الجاميطـات • فاذا غابت أو تحورت احدى العمليتين ، فلابد أن تعوضها العملية الأخرى حتى يمكن ضمان الاستمرار الناجح للنوع (انظر الباب السابع عشر) • ويصل تنوع هذه الأنظمة الى حد الادهاش • وقد قارب كثير من الأنواع درجة غير مألوفة من تنوع هذه الأنظمة لكى تعوض التحورات التى استتبت داخـــل السلالات والأنواع التابعة لمجموعات معينة •

ويمنع ضيق المقام من الدخول فى وصف شامل لدورات التكاثر التى تميز المجموعات المختلفة فى النبات والحيوان • والنباتات ، بصفة خاصة ، تعرض سلسلة معقدة من دورات التكاثر ترجع صعوبتها الى التحـــورات التركيبية للأعضاء الجنسية والتباين فى درجة التعقيد والحجم والاستغلال النسبى للطور الجاميطى والطور البوغى • ولهذا السبب ولسبب دورة الحياة فى الحيوان التى يمكن اقتصارها ، لأغراض وصفية ، على طراز ممثـــل ، سنكتفى ببحث تاريخ التكاثر فى مغطاة البذور فقط • ونحيل الطالب الى الكتب الدراسية المألوفة فى النبات للاحاطة بدورات الحياة الأخرى •

التكاثر فى الحيوانات

تتبع دورة الحيــــاة فى الحيوانات العديدة الخلايا والتى فيهــا التكاثر الجنسى اجباريا ، سلسلة منتظمة من الأحداث • فتنقسم البيضة المخصبة الثنائية المجموعة وتتميز الخلايا الناتجة لتكون جسم الحيوان • ويصبح النسيج التوالدى جزءا منه • وبتكوين الجاميطات ، فى المبايض والخصيات ، عن طريق الانقسام الميوزى ، نحصل على العدد الكروموسومى المختزل الذى يعاد الى الثنائى ثانية عند حدوث الاتحاد الجاميطى فى البيضة الناضجة • ويتحدد عادة النسيج التوالدى فى المراحل الجنينية المبكرة ، حتى انه ، فى بعض الحشرات يمكن التعرف على مركزه كجزء متحور من السيتوبلازم فى البيضة غير المنقسمة •

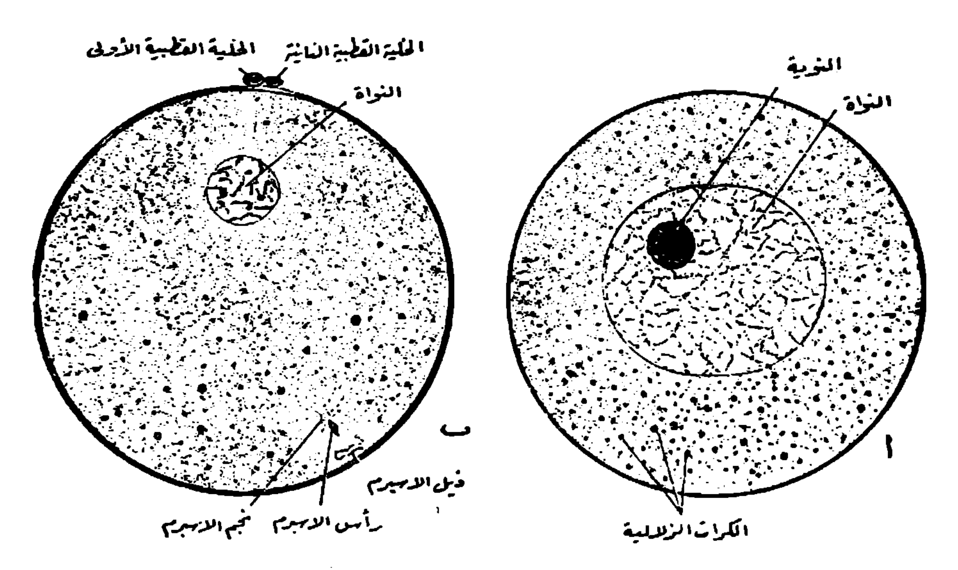
وفى الحيوانات الثديية نجد أن عدد البيضات قليل اذا ما قورن بالأعداد الهائلة التى تنتج فى بعض السمك والحيوانات اللافقارية • وعلى العموم فان الخلايا الاسبرمية تكون عديدة فى معظم أقسام الحيوان • غير أنه بغض النظر عن العدد ، فان كلا من البيضات والاسبرمات ، ينشأ من خلايا تتكاثر داخل الأعضاء التناسلية • وهذه الخلايا الولودة هى المولدة للخلايا الأمية للبيضات والخلايا المولدة للخلايا الأمية للاسبرمات التى تنضج لتعطى على التوالى الخلايا الأمية للبيضات والخلايا الأمية للاسبرمات تمهيدا لبــــــده الانقسامات الاختزالية •

تكوين البيضات فى الحيوانات : يحتوى البيض فى الحيوانات عموما على كمية كبيرة من المواد الغذائية الاحتياطية تخزن لتغذية الجنين بعــــد الاخصاب • وربما يكون لوجود هذا الغذاء الاحتياطى علاقة بالحقيقةالمالوفة وهى أن بيضة عاملة واحدة فقط هى التى تنضج من الخلية الميوزية الأصلية بدلا من الخلايا الأربع العادية (شكل ٣ ــ ١٧) •

وتبدأ عملية تكوين البيضات فى الخلايا المولدة فى المبيض فيزداد حجمها لتكون الخلايا الأمية البيضية الاولية • ويجرى الانقسام الميوزى فى هــذه الخلايا حيث يتبع النهج المعتاد فيما عدا أنه يحدث غالبا خلال زيادة حجم الخلايا أن يضطرب سير الدور التمهيدى فتطول فترة الدور الضام أوالدور الانفراجى ، اذا كانت فى حاجة الى احتواء كميات كبيرة من المواد المحية • وقد تصل الكروموسومات خــلال هذه الفترة الى أطوال غير عادية متخذة مظهرا زغبيا نتيجة لزوائد جانبية تتكون على مدى طولها ، كما فى بيض

البرمائيات • وتعرف هذه بالكروموسومات « الفرشاوية الشكل » لمشابهتها الواضحة للفرشاة الأنبوبية •

وبرجوع الكروموسومات الى طولها العادى يعاود الانقسام الميوزى سيره فيجرى بالقرب من غشاء البيضة مقابلا للغذاء الاحتياطى المخزن • وعموما فان المغزل يكون فى معظم الخلايا الأمية للبيضات صغيرا تماما • وينتج عن اتمام الانقسام الميوزى الأول خروج زر مكون من خلية صغيرة ذات نـواة تكــون



شكل ٣ – ١٧ : بيض قنفذ البحر ، توكسو نيوستس ، (أ) قبل أن يتم الانقسام الميوزى و (ب) بعد الانقسام الميوزى ودخول الحيوان المنوى •

الجسم القطبى الأول • ويعطى الانقسام الثانى خلية مماثلة هى الجسم القطبى الثانى • وتغوص النواة الأحادية المجموعة الباقية فى داخل البيضة ، حـيث تتحد فى النهاية بنواة الاسبرم الذى يدخل البيضة • وفى خلال هــذه المدة قد ينقسم الجسم القطبى الأول ، وبتجمع هذان الجسمان والجسم القطبى الثانى يظهر على سطح البيضة ثلاث خلايا صغيرة تأخذ فى الانحلال بعـد ذلك •

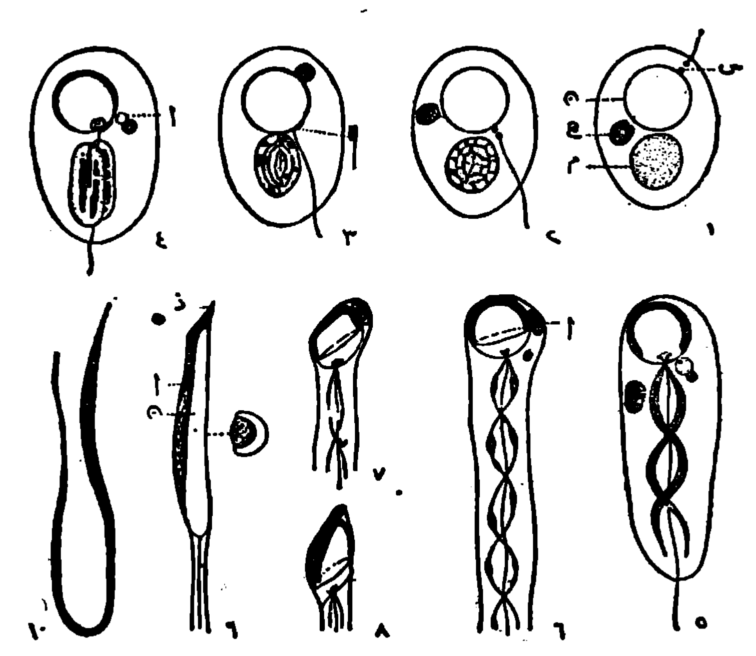
وتسـلك عـادة الأجسام القطبيــة أو الخلايا القطبية هذا النحو الذى وصفناه ، غير أنه يعـرف بعض التحورات ، ففى البيض الـذى به كتلة من

المح كبيض الحشرات والقشريات ، لا تتكون الأجسام القطبية فعلا على النحو المذكور بل تبقى كنويات قطبية مطمورة فى السيتوبلازم عند حافة البيضة دون أن تبرز الى الخارج • وفى حشرات أخرى من مجموعة الكوكسدى ، قد يتكون جسم قطبى واحد ولكنه يغوص ثانية فيما بعد فى داخل البيضةليتحد بنواة البيضة ، محققا بهذا صورة غير عادية من الاخصاب • وتصاب الأجسام القطبية الأخرى فى نفس المجموعة بنوع من الفطر وتكون عضوا يعــــرف « بالجسم الفطرى » لا تعرف وظيفته • كما قد تجرى بالأجسام القطبية عملية غير طبيعية من زيادة الحجم والانقسام • وقد شوهد اختراق الحيوانات المنوية لها أحيانا • ويبدو بوضوح أنه يجب اعتبارها كخلايا جنسية أثرية فقدت القدرة ، فى معظم الحالات ، على الاستمرار فى النمو •

تكوين الاسبرمات فى الحيوانات : الخلايا التوالدية الكامنة فىخصية الحيوان هى الخلايا المولدة للخلايا الأمية للاسبرمات وهى التى تكون نتيجة لانقسامها المتكرر الخلايا الأمية الأولية للاسبرمات التى يجرى بها الانقسام الميوزى • والنواتج النهائية لهذه العملية هى أربع اسبرماتيدات أحادية المجموعة والتى تتحول فى النهاية عن طريق عملية معقدة من التميز ، تعرف بتكوين الحيوانات المنوية ، الى حيوانات منوية متحركة (٣ ـ ١٨) •

ويتركب أغلب الحيوان المنوى التام النمو من رأس وذيل • ويحوى الجزء الأول النواة الشديدة الاندماج والاكروسوم الذى يكون كقلنسوة فوق النواة ، والمعتقد أنه مستمد من مواد جولجى • وقد يكون للاكروسوم نهاية مدببة يظهر أنها تعمل كوسيلة لاختراق غشاء البيضة عند الاخصاب •ويقسم الذيل عادة الى « خيط محورى » و « غمد الخيط » • ويتكون الخيط عن طريق اســتطالة جزء من أحد السنتريولين الموجودين بكل اسبرماتيدة ويتحــــور الجزء الباقى من هذا السنتريول مع السنتريول الثانى الى تنظيمات مختلفة عند قاعدة النواة وهذه تصل الرأس بالخيط المحورى • وعند قاعدة الخيط بالقرب من الرأس ، يوجد حلزون أو كتلة مندمجة من المواد الكوندريوسومية المحورة • أما غلاف الخيط فهو من أصل سيتوبلازمى •

الاخصاب : يشمل الاخصاب نفوذ الحيوان المنوى الى داخل البيضة وما يتبع ذلك من اتحاد النواة الابوية بالنواة الأمية • وبالاضافة الى ذلك فان الاسبرم ، الذى يسهم بنواته وسنتريوله ، يقوم عموما بتنشيط البيضة



شكل ٣ ـ ١٨ : تمثيل تخطيطي لعملية تكوين الاسبرمات في الحيـوان (أ) اكروسوم مستمد من مادة جولجى (س) سنتريولات يتكون منها السوط (ن) نواة (م) نيبنكرن أوالكتلة الميتوكوندرية التي تكون حلزونا ثنائي الخيط يمتـد الى داخـل الذيل • (ذ) ذبابة رأس الاسبرم •

فتبدأ عمليات الانقسام • وبالتأكيد انه لا تحتاج البيضات القادرة على النمو البكرى الى تنشيط لتبدأ عملياتها التكوينية • ولكن حيثما وجد الاتحـــاد الجاميطي كحدث طبيعي في دورة الحياة ، فانه يبدو أن دخول نواة الاسبرم الى سيتوبلازم البيضة يطلق زناد الجهاز الذى يقوم بالتغيرات الفسيولوجية الضرورية لتحويل البيضة الكامنة الى أخرى تجرى في انقساماتها بنشاط • ومع أن فهمنا لطبيعة التحولات الفسيولوجية لايزال ضئيلا ، فأننا نعـرف أنه من الممكن الاستعاضه عن الاسبرم بعوامل طبيعية أو كيميائية كوسيلة للتنشيط •

وفي بعض الحيوانات يخترق الاسبرم البيضة قبل اتمام الانقسام الميوزى أو عملية النضج ، كما تسمى أحيانا • كما يعرف بالتأكيد في بعض أنواع من الحشرات المعينة والديدان الحلقية والضفدعة والفأر أن اختراق الاسبرم للبيضة ضرورى لاتمام الانقسام الميوزى حيث تقف العملية في أية

مرحلة من الأدوار المختلفة اذا حدث أن فشل الاخصاب • غير أن الانقسام الميوزى فى قنفذ البحر ، يتم قبل دخول الاسبرم •

وتعتبر نواة الاسبرم أنها الاسهام الوراثى الأساسى للذكر فى عملية الأخصاب ولكنها ليست الاسهام الوحيد • ففى قنفذ البحر ، اكينوس ،وفى الاسكارس يحمل رأس الاسبرم الذى ينفذ الى سيتوبلازم البيضة سنتريول الاسبرم وهو الذى يقود تكوين مغزل الانقسام الأول • وهناك أيضا أدلة تشير الى أن الاسبرم يجلب معه داخل البيضة ميتوكوندريا ومواد جولجى كما فى الفأر مثلا • ولكن لا يعرف ما اذا كانت تصبح اضافات الى مكونات سيتوبلازم البيضة المخصبة أم أنها تنحل بعد دخولها •

وبعد تحقق نفوذ الاسبرم الى داخل البيضة ، وبعد تمام عملية النضج تندمج النواتان • وقد يحدث الاندماج قبل بدء الدور التمهيدى للانقسام الأول للبيضةالمخصبة أو قد لا يحدث حتى الدور الاستوائى حيث تختلط عندئذ كروموسومات الذكر بكروموسومات الأنثى على الصفيحة الاستوائية كما فى الاسكارس • وفى السيكلوبس من الكوب بود ، تنقسم كروموسومات كل من المجموعتين الأمية والأبوية معا وفى توافق تام فى التوقيت لكنهما تظلان خلال مراحل التفليج الأولى مرئيتين واضحتى الانفصال وقد تكونان أزواجا من النويات • على أنه فى النهاية لا يلبث أن يتم الاندماج بين كل زوج لتكوين نواة ثنائية المجموعة •

التكاثر فى النباتات

دورة الحياة فى النباتات الراقية ، وهى المجموعة الوحيدة التى سنبحثها هنا ، دورة معقدة تشمل تبادل الأطوار (ماشوارى ١٩٥٠) •

ويؤلف الطور البوغى فى مغطاة البذور ، سواء كان شجرة أو شجيرة أو عشبا يؤلف الجزء الغالب من نباتاتنا الخضراء • ويجرى الانقسام الميوزى داخل المبايض والأسدية ويعطى أبواغا لا جنسية • وينمـــو كل بوغ بدوره الى « طور جاميطى » وهو ، فى مغطاة البذور ، طور متطفل ينتج الجاميطات الجنسية • وتؤدى الجاميطات التى تتحد بعد التلقيح الى تكوين الطور البوغى ثانية • ولما كانت نواتج الانقسام الميوزى فى مغطاة البذور هى أبواغ من

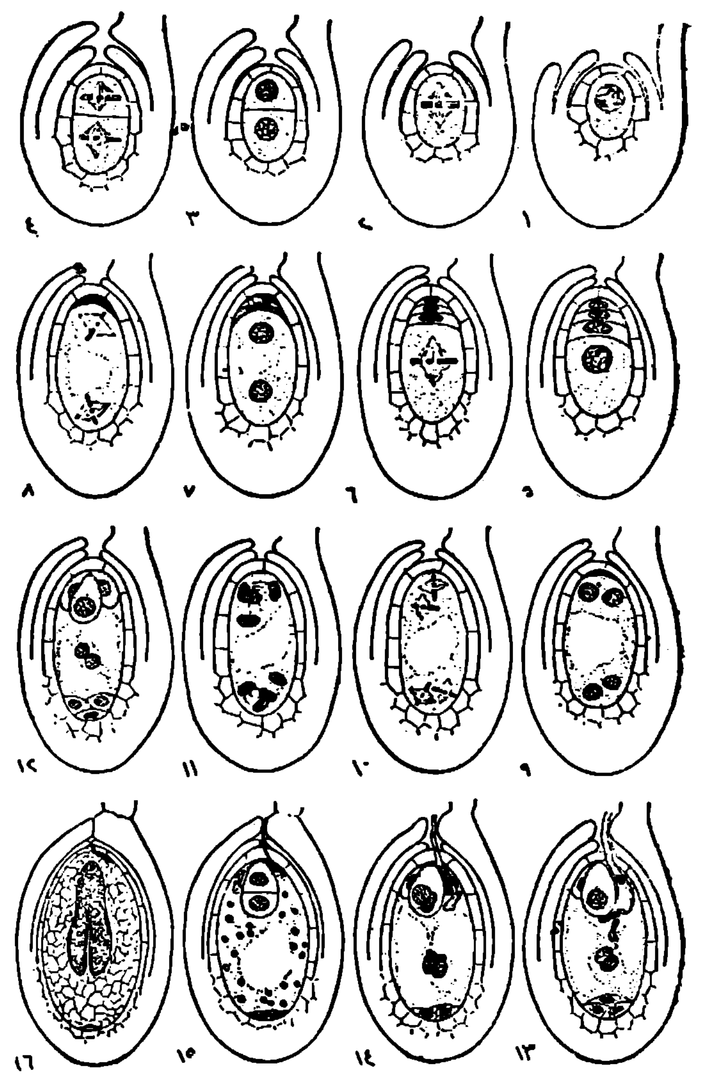
حجمين فقد عرفت العمليتان « بعملية تكوين الابواغ الكبيرة » (شكل ٣ ـ ١٩) « وعملية تكوين الأبواغ الصغيرة » (شكل ٣ ـ ٢٠) وتحدث الأولى فى المبيض والثانية فى السداء ·

تكوين الابواغ الكبيرة فى مغطاة البذور : الطور الجاميطى المؤنث فى النباتات الراقية طور مختزل ومتطفل محوط بأنسجة الطور البوغى ويعتمد عليها فى التغذية · ويمكن تتبع نشوئه ، من الوجهة التطورية وعلى الأقل من وجوهها العريضة ، الى الأطوار الجاميطية المستقلة الحياة فى النباتات البدائية الأرضية · وقد وصل الاختزال الى مداه النهائى تقريبا فى مغطاة البذور ، حيث يكون الطور الجاميطى محصورا داخل جدار الخلية الأصلية ، « البوغ الكبير » ، أو فى بعض الحالات الخلية الأمية للأبواغ الكبيرة غير أنه قد يصل ، داخل هذه الحدود ، الى حالة عديدة الخلايا وعديدة النويات ·

ويتكون البوغ الكبير داخل البويضة فى مبيض مغلق حيث تزداد احدى الخلايا فى الحجم ويجرى بها الانقسام الميوزى · وهذه الخلية هى الخلية الأمية للأبواغ الكبيرة · وتقع أسفل الطبقة الخارجية للنيوسيلة مباشرة · وما يحدث بعد ذلك يتباين من نوع الى آخر · وسنأتى هنا على عمليتين منها لتمثيل هذا التباين ·

ففى الذرة (شكل ٣ ـ ١٩) تكون نواتج الانقسام الميوزى أربعة أبواغ كبيرة مرتبة طوليا ، ويؤول الأمر فى النهاية بانحلال ثلاثة منها بينما يزداد الرابع فى الحجم ليكون « الكيس الجنينى » الذى هو « الطورالجاميطى المؤنث » والذى يملك فى البداية نواة أحادية المجموعة · وتمر هذه النواة قبل الاخصاب بثلاثة انقسامات ميتوزية لكى تعطى ثمانى نويات أحادية المجموعة ترقد طليقة فى سيتوبلازم الكيس الجنينى · وتقع ثلاث من هذه النويات عند جدار الكيس الجنينى المقابل « للنقير » ، وهو الفتحة الواقعة بين « أغلفة البويضة » والتى تدخل منها الأنبوبة اللقاحية · وهذه النويات الثلاث والتى يتكون حولها جدر هى « الخلايا السمتية » « أو المقابلة » · وفى معظم النباتات ، تضمحل هذه الخلايا عقب الاخصاب غير أنها فى الذرة تنقسم لتكون كتلة من نسيج يقوم بوظيفة غذائية ·

أما فى الجهة الاخرى المضادة من الكيس الجنينى فان جدرا خلوية

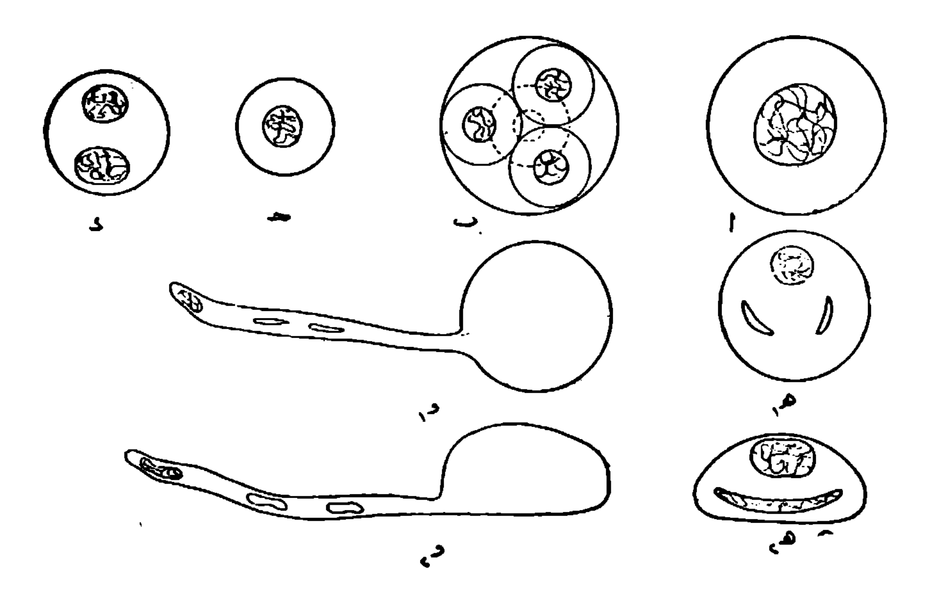


شكل ٣ ـ ١٩ : عمليات تكوين الأبواغ الكبيرة وتكوين الطور الجاميطى المؤنث وتكوين الجنين المبكر فى نباتات مغطاة البذور الذى تعتبر الذرة مثلا لها ٠ (١ ـ ٥) انقسامى العملية الميوزية التى تؤدى الى تكوين رباعى طولى من الأبواغ الكبيرة ٠ (٦ ـ ١٢) تكوين الكيس الجنينى عن طريق ثلاثة انقسامات ميتوزية متتابعة فى آخر بوغ كبير الى الداخل ٠ (١٢) البيضة والخليتان المساعدتان عند القمة والنواتان القطبيتان فى الوسط والخلايا المقابلة (السمتية) الثلاث فى القاع ٠ (١٣) انطلاق خليتين اسبرميتين من الأنبوبة اللقاحية الى داخل الكيس الجنينى الذى اخترقته ٠ (١٤) عملية الاخصاب المزدوج حيث يتحد أحد الاسبرمين بنواة البيضة والآخــر بالنواتين القطبيتين المندمجتين لتعطى على الترتيب زيجوتا ثنائى المجموعة ونواة اندوسبرم ثلاثية المجموعة ٠ (١٥) جنين ذو خليتين والاندوسبرم عديد النويات الحــرة ٠ (١٦) جنين ذو فلقتــين واندوسبرم خلوى ٠

تتكون لتفصل ثلاثا من النويات الباقية الواحدة عن الاخرى وتصبح الوسطى منها « خلية البيضة » أما الاثنتان الأخريان ،وهما لاتقومان بوظيفة ظاهرة ، فتكونان « الخليتين المساعدتين » ، وأما النواتان المتبقيتان من النويات الثماني الأصلية فتقتربان بعضهما من بعض فى وسط الكيس الجنينى واما أن تندمجا لتكونا « نواة الاندماج الثنائية » أو تبقيا متجاورتين ، كما فى الذرة • وتلك هى الحال التى يكون عليها الكيس الجنينى وقت الاخصاب •

أما فى نبات الزنبق فلا يتكون من الانقسام الميوزى رباعى طولى من الخلايا الأحادية المجموعة ، بل تتحول الخلية الأمية للأبواغ الكبيرة مباشرة عن طريق الانقسام الميوزى الى طور جاميطى مؤنث . فتبقى واحدة من النويات الأربع ، التى لا تزال داخل جدران الخلية الأمية الأصلية ، عند الطرف النقيرى بينما تتجه الثلاث الباقية الى الطرف « الكلازى » المقابل حيث تندمج لتكون نواة ثلاثية أى تحتوى النواة الآن على ثلاث مجموعات كروموسومية • ويجرى بكل من النواتين ، الأحادية والثلاثية ، انقسامان ميتوزيان ينتج عنهما أربع نويات أحادية عند الطرف النقيرى للكيس الجنينى وأربع ثلاثية المجموعة عند الطرف الكلازى • وتبقى ثلاث نويات ثلاثية المجموعة بجوار جدار الكيس الجنينى لتعمل كخلايا سمتية ، بينما تكون ثلاث نويات أحادية المجموعة ، البيضة والخليتين المساعدتين • أما النـواتان الباقيتـان ، واحداهما أحادية والأخرى ثلاثية ، فتندمجان فى وسط الكيس الجنينى لتكونا نواة الاندماج وتحتوى على أربع مجموعات كروموسومية • ولهذا فهى ، بالمقارنة مع نواة الاندماج الثنائية فى الذرة ، رباعية المجموعة •

تكوين الأبواغ الصغيرة فى مفطاة البلور : يجرى الانقسام الميوزى فى المتك قبل تفتح الأزهار (شكل ٣ ــ ٢٠) وتزداد فى الحجم كل من الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ، والتى يوجد منها أعداد كبيرة فى كل متك ، وتدخل فى عملية للانقسام الميوزى ، وفى آخر الأمر تكون كل منها مجموعة رباعية من الخلايا أو « الأبواغ الصغيرة » • وينفصل كل من الأبواغ الأربعة عن الباقى وينمو الى « طور جاميطى مذكر » • ففى كل منها تنقسم النواة المفردة لتعطى « نواة تناسلية » و « نواة للأنبوبة » • وفى كثير من الأحيان يشار اليهما على أنهما (خلايا) ولكن لا يتكون حولهما جدر مميزة عادة •



شكل ٣ ـ ٢٠ : عمليتا تكوين الأبواغ الصغيرة وتكوين الطور الجاميطى المذكر • (ا) خلية أمية للأبواغ الصغيرة ، (ب) رباعى أبواغ صغيرة ناتج من انقسامى العملية الميوزية ، (جـ) بوغ صغير قبيل الانقسام الأول للبوغ الصغير • (د) بوغ صغير بعد الانقسام الأول للبوغ الصغير مبينا نواة الأنبوبة (أعلى) والنواتين التناسليتين (أسفل) ، (هـ) حبة لقاح بالغة كما نراها فى الذرة ، وبها خليتان اسبرميتان ناتجتان من انقسام النواة التناسلية ، (هـ) حبة لقاح بالغة كما نراها فى الترادسكانتيا ، وبها نواة تناسلية واحدة طويلة ، (و١) حبة لقاح بعد انباتها وترى نواة الأنبوبة عند طرف الأنبوبة اللقاحية (و٢) حبة لقاح نابتة بعـد حدوث الانقسام الثانى للبوغ الصغير داخل الأنبوبة اللقاحية •

وتكون النواة التناسلية عادة كثيفة مندمجة مستطيلة نوعا ما وداكنة الاصطباغ ، بينما تكون نواة الأنبوبة مستديرة وأخف اصطباغا • وتنقسم بعد ذلك النواة التناسلية لتكون الجاميطيتين الذكريتين أو الاســبرمتين • ويختلف الوقت الذى يجرى فيه هذا الانقسام • ففى الذرة ، يقع قبل انتثار حبوب اللقاح وعلى ذلك فان حبوب اللقاح الناضجة عند « انفجار المتك » أى تفتحها ، لكى تحــرر حبوب اللقاح ، تحتوى على ثلاث نويات ، نواة الانبوبة والنواتين الاسبرميتين (اللتان يحوط كل منهما جدارا ولذا يمكن اعتبارهما خليتين اسبرميتين) • غير أنه فى الزنبق ، يجرى الانقسام داخل الأنبوبة اللقاحية أثناء نموها داخل القلم فى طريقها الى فتحة النقير فى البويضة •

الاخصاب : عند وقوع حبة اللقاح على الميسم عن طريق الريح أو الماء أو الحشرات فانها تنبت لتكون أنبوبة تمر خلال القلم وتصل آخر الأمر الى نقير البويضة وتفرغ محتوياتها فى الكيس الجنينى • وتدخل عادة نواة الأنبوبة أولا الى الأنبوبة اللقاحية وتقع عموما عند طرف الأنبوبة حيث يقال انها تحكم نمو الأنبوبة • وتتبعها الخليتان الاسبرميتان أو النواة التناسلية ، وفى الحالة الأخيرة يجرى انقسام النواة التناسلية داخل الأنبوبة •

وعند وصول طرف الأنبوبة الى النقير يمر الاسبرمان الى الداخل • ومن المحتمل أن هضم الأنسجة هو الذى يسمح بدخولها الى داخل الكيس الجنينى . ويتحد أحدهما مع البيضة ليكون الزيجوت ، بينما يتحد الثانى مع نواة الاندماج ليكون نواة الاندوسبرم • وفى الذرة تكون نواة الاندوسبرم ثلاثية المجموعة . أما فى الزنبق فانها تكون خماسية المجموعة • ويكون الزيجوت فى كلتا الحالتين ثنائى المجموعة • وحيث ان كلا الاسبرمين قد استخدما فى هذه العملية فانه يطلق عليها الاسم « الاخصاب المزدوج » •

وبعد الاخصاب ينمو الزيجوت ليكون النبات الجنينى فى البذرة ، بينما تكون نواة الاندوسبرم كتلة من النسيج المغذى يعيش عليها الجنين المتكون • وقد يكون الاندوسبرم ، الذى يسبق الجنين فى الانقسام ، جدرا حول النويات الناتجة من الانقسام أو تظل « فى حالة حرة » فترقد النويات طليقة داخل كتلة من السيتوبلازم بجوار جدار الكيس الجنينى • وقد تتكون جدر خلوية حولها فيما بعد أو لا تتكون تبعا لنوع النبات • ويترتب على فشل تكوين الاندوسبرم تكوين بذور بائرة •

وعلى هذا فالبذرة فى النباتات المغطاة البذور هى عبارة عن « موزايك وراثى » مكون من أنسجة أمية وزيجوتية واندوسبرمية ، لكل منها تركيبه الكروموسومى والوراثى • غير أنه عند نضج البذرة ، قد يوجد الاندوسبرم أولا يوجد كنسيج محدد • ففى الذرة ، مثلا ، يكون الاندوسبرم معظم البذرة ويمد الجنين بالتغذية فى الابتداء • ويؤثر عدد كبير من العوامل الوراثية المختلفة على تركيب الاندوسبرم فى الذرة وعلى لونه • وقد انتفع بهذه العوامل بطرق فعالة فى البحوث الوراثية السيتولوجية • الا أن بذرة الفول لا تحتوى عند النضج اندوسبرما ، فبالرغم من وجوده فى بادىء الأمر فان الجنين النامى يهضمه ويختزنه فى الفلقتين كغذاء احتياطى يستخدم أثناء الانبات والنمو الابتدائيين •

الباب الرابع

وظيفة الكروموسوم

ترتكز الوراثة السيتولوجية على الفرض بأن الكروموسومات هى الوسيلة الرئيسية لانتقال التوارث • ولا يمكن أن تتكامل حقائق الانقسام الميتوزى والانقسام الميوزى مع البيانات الوراثية الا اذا كان هذا الفرض صحيحا •

وقد تأخر قبول هذا الفرض طويلا ، رغم أنه يبدو الآن واضحا ، وذلك لأن كثيرا من البيولوجيين كانوا مترددين فى اعتبار أن الكروموسوم يحتل هذا الدور الرفيع فى تعيين المميزات الوراثية للأفراد والأنواع وذلك حتى يحصلوا على دليل لا يقبل الشك • غير ان هذا التحرز قد استبدل بالاعتقاد العام السائغ بأنه يجب البحث عن الأجوبة الخاصة بمشاكل النمو والتميز ، والتى هى فى النهاية تحدد شخصية الكائن وفرديته ، عن طريق زيادة المعلومات عن الطبيعة الجزيئية للكروموسوم وعلاقاته الكيميائية بالبيئة الخلوية المحيطة به • ولم يهتز هذا الاعتقاد بعد ادراك أن السيتوبلازم يحتوى على جسيمات حبيبية ذات طبيعة تكاثرية ذاتية من النوع الذى قد يعرض درجات مختلفة من الاستقلال •

وقد أشارت اكتشافات باحثى السيتولوجيا الأوائل من ١٨٧٥الى١٩٠٠ بكل جلاء الى أهمية الكروموسومات فى استمرار التسلسل النسبى للخلية وللنوع • غير أن نظرية الكروموسومات للوراثة لم تعلن رسميا بسبب افتقارها الى الدليل الوراثى الدامغ • ولم يتبين تماما المعنى والأهمية الكاملة للدور الأساسى للكروموسومات قبل ادراك التوازى بين انتقال الوراثةوسلوك الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزى •

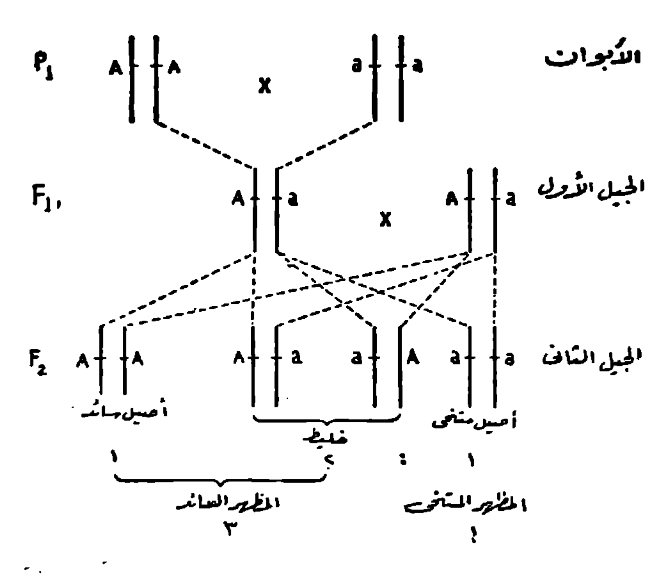
الأساس المادى للوراثة المندلية

قانون الوراثة الأول لمندل

يكون قانونا مندل للوراثة الأساس لعلم الوراثة التقليدى • ورغم أنهما قد نشرا فى عام ١٨٦٥ فانه لم يدرك ما ينطويان عليه من قيمة الا بعد حوالى ٣٥ سنة حين أعيد اكتشافهما • وقد وضع هذان القانونان التوارث على أساس كمى وجعلاه علما دقيقا يسمح بالتنبؤ بتوزيع الصفات بين النسل طبقا لقوانين الصدفة •

ويتعلق القانون الأول لمندل بانعزال العوامل المحددة للوراثة وينص على أن الكائنات الجنسية تحمل « أزواجا من العوامل » (سماها جوهانسن فيما بعد الجينات) ينعزل فردا كل زوج منها الواحد عن الآخر فى الآباء ولكنها تتحد ثانية فى النسل • وهكذا بين مندل أنه فى تلقيح بين نباتات قصيرة مع نباتات طويلة فى البسلة (جيل الآباء P) ، أن النسل فى الجيل الأول (F_1) كان كله طويلا ولكن عندما لقح نباتان طويلان من الجيل الأول أحدهما الآخر كان الجيل الثانى مكونا من نباتات طويلة ونباتات قصيرة بنسبة ٣ طويل الى ١ قصير • وكان عدم ظهور صفة القصر فى الجيل الأول وظهورها فى الجيل الثانى دليلا على أن « العامل » الذى يحكمها لم يفقد أو لم يتحور وكل ما فى الآمر أنه لم يعبر عن تأثير له ، وعلى هذا الآساس اعتبر طويل « سائدا » على قصير الذى اعتبر « متنحيا » •

وبفرض أن النبات الطويل بالتركيب الجينى AA والنبات القصير بالتركيب aa فاذا حدث الانعزال وما يليه من الاتحاد فان الجيل الأول يكون Aa وهو تركيب جينى تعبيره طويل حيث أن A كان سائدا على المتنحى a • وينتج عن الانعزال للتركيب الجينى Aa فى الجيل الأول أن تحتوى الجاميطات الأحادية على A أو a وهى تعطى تبعا لقوانين الاحتمال والاتحادعن طريق المصادفة نسلا فى الجيل الثانى 1 AA : 2Aa : 1 aa (شكل ٤ ــ ١) • وحيث ان الفرد الخليط يعطى نفس التعبير كالاصيل AA فان النسبة المظهرية ٣ : ١ تظهر ، اما اذا كانت القاعدة سيادة A على a سيادة غير تامة ، مما يسمح بالتعرف على الخليط ، فان النسبة المظهرية تتفق مع

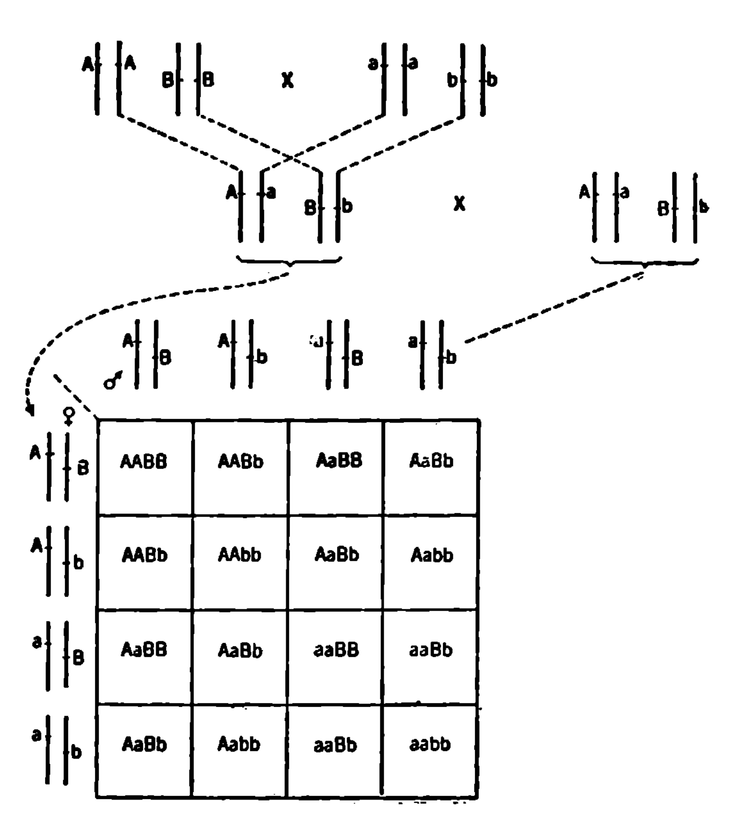


شكل ٤ ــ ١ : بيان تخطيطى للانعزال بالنسبة ٣ : ١ فى الجيل الثانى وفى حالة ما اذا كان الأفراد الخليطـة (Aa) فى الجيل الأول او الجيل الثانى مميزة عن الأفراد الأصـلية للطراز السائد (AA) فان النسبة فى الجيل الثانى تصبح ١ : ٢ : ١ ٠

التركيب العاملى وهــو 1 AA : 2Aa : 1 aa ٠ ويمكن اجراء اختبار حاسـم للفرض الداخل فى الاعتبار عن طريق تلقيح نباتات الجيل الأول مع الطراز المتنحى الأصيل ٠ وفى هذه الحالة يجب أن نحصل على النسبة ١ سائد : ١ متنح٠ وقد أجرى مندل هذا التلقيح وكان التأكيد الكامل واضحا بعد أن حصل على أعداد متساوية من طرازى النسل ٠ وقد بينت تجارب واسعة تتصل بجينات عديدة فى شتى الكائنات انطباق هذا القانون فى العالم العضوى ٠

قانون الوراثة الثانى لمنـدل

وقد وجد مندل عند دراسته زوجين من العوامل المتفارقة أن انعزال كل منهما كان مستقلا عن الآخر ٠ وقد حصل فى الجيل الثانى (F_2) على النسبة الخاصة بزوجين من العوامل أو بهجين ثنائى ، تحقق فيها جميع توافيق الاليلات ، كما تسمى العوامل الآن ، بالنسب المتوقعة على أساس التوزيع العشوائى (شكل ٤ ــ ٢) ٠ وقد أكدت « التلقيحات الرجعية » لأفراد الجيل



شكل ٤ ـ ٢ : تمثيل تخطيطي لتهجين ثنائي يعطي النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١ فى الجيل الثاني · وتبعا لما قد يحدث من تفاعل بين الجينين فانه من الممكن أيضا الحصول على النسب المعدلة ٩ : ٣ : ٤ أو ٩ : ٦ : ١ أو ٩ : ٧ أو ١٥ : ١ ·

الأول الخليطة مع « المتنحي المزدوج الأصيل » صحة فرض مندل · ونتيجة لذلك صاغ مندل قانونه الثانى للوراثة وهو « قانون التوزيع المستقل » الذى ينص على أن « أزواج العوامل ينعزل فرداها الواحد عن الآخر بطريقة عشوائية » ·

الأساس السيتولوجى للوراثة المندلية

كان مندل يجهل تماما تفاصيل الاخصاب والانقسام الميوزى كمانعرفها اليوم . وهذه حقيقة لا تخدم الا فى تأكيد النبوغ الرائع الذى أظهره مندل

فى تحليل مشكلة توارث الصفة ، ولكن بقى موضوع اعطاء العامل النظرى أو الجين صورة ملموسة نوعا • وقد حقق هذا ساتون وبوفرى ودى فريز فى المدة من ١٩٠٢ ــ ١٩٠٤ ، بعد مدة قصيرة من اعادة اكتشاف قانونى مندل • والحقائق التالية تدل على أن سلوك الجينات المندلية فى الوراثة تنعكس صورتها فى سلوك الكروموسومات عند الاخصاب والانقسام الميوزى :

١ ــ فيشمل الاخصاب فى النباتات والحيوانات اندماج النواتين الأميــة والأبوية داخل البيضة (أوسكار هرتفيج وشتراسبرجر) ، ممــا يهيىء وسيلة لاجتماع صفات الأبوين فى النسل • وحيث ان اسهام الأسبرم يتألف أساسا من المواد النووية ، فلابد أن تكون النواة هى مصدر كل الاسهامات الوراثية للأبوين •

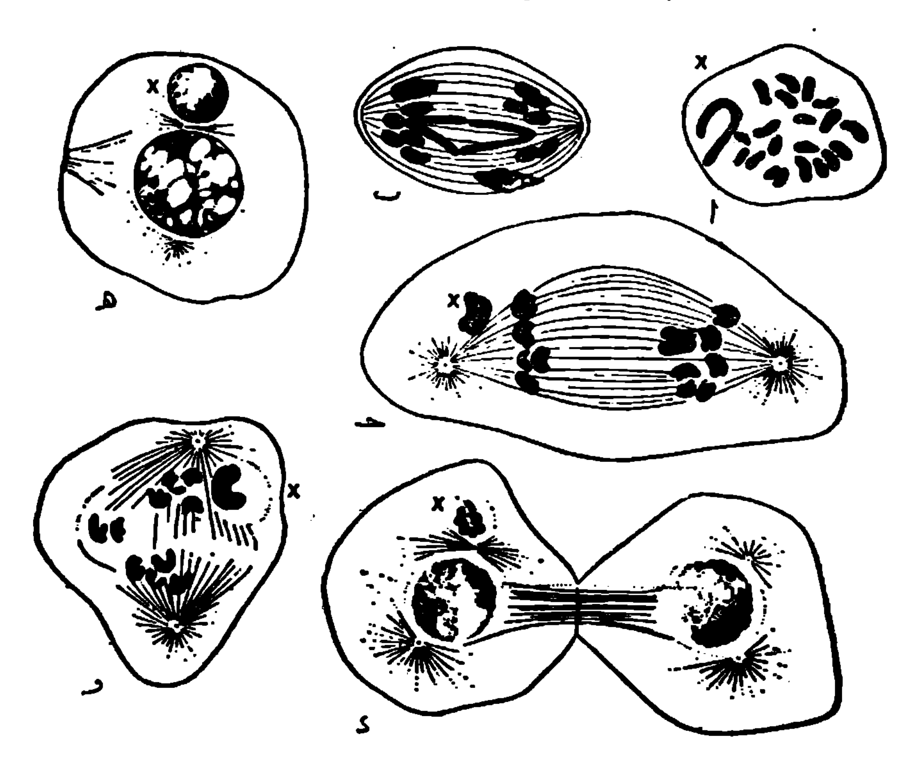
٢ ــ وفيما يتعلق بالسلوك النووى فان الانقسام الميوزى يهيىء اختزال العدد الكروموسومى فى البيضة والاسبرم ، ويعيد الاخصاب العدد الكروموسومى الجسمى فى الزيجوت (فان بندن وبوفرى ومونتجمرى) وعلى ذلك فان العدد الكروموسومى لخلايا الجسم أو العدد الثنائى يتكون من مجموعتين أحاديتين متكافئتين من الكروموسومات احداهما مستمدة من الأم والأخرى من الأب • ولكل كروموسوم قرين يناظره طوليــا (ساتون) •

٣ ــ وتتهيأ وسيلة لانعزال الأجزاء المشتقة من الأم أو الأب فى كل زوج من الكروموسومات عن طريق عملية التزاوج ، فيتزاوج فــردا كل زوج كروموسومى أثناء الدور التمهيدى الميوزى ، ثم ينفصــل أحدهمــا عن الآخر ويمر الى قطب مخالف فى الدور الانفصالى وهكذا تحتويهما نويات جاميطات مختلفة (وينيوارتر ومونتجمرى) •

واستنادا الى هذه الحقائق بين ساتون وبوفرى بجلاء أن الكروموسومات تعرض سلوكا موازيا تماما لسلوك العامل النظرى فى الانعزال وتكـوين التوافيق • ومنذ ذلك الحين أمكن توضيح صحة نظرية الكروموســومات للوراثة التى اقترحها ساتون وبوفرى بكل كفاية بطرق شتى عديدة • وكان أول بيان قاطع لعلاقة صفة معينة بكروموسوم معين هو ما يتصل بتعيــين الجنس •

وبالرغم من أن الكروموسومات التى تعرف الآن بكروموسومات الجنس

او كروموسومات X قد وجدها هنكنج أولا فى عام ١٨٩١ . فقد انتظرنا الى ١٩٠١ – ١٩٠٢ حين استخلص ماك كلنج أن كروموسوما شاذ السلوك نوعا، فى الخلايا الأمية للاسبرمات فى بعض الحشرات ، هو فعلا كروموسوم خاص بتعيين الجنس • وقد توصل الى هذا الفرض خلال اعتبار الحقيقة بأنه يوجد نوعان من الاسبرم يتكونان فى أعداد متساوية من ذكر بالتركيب XO

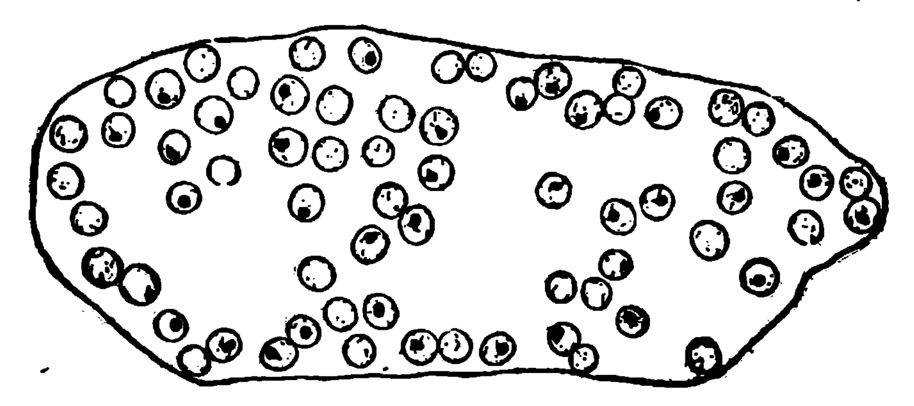


شكل ٤ – ٣ : سلوك الكروموسوم X فى الخلايا الأمية للاسبرمات فى ذكر صرصور الغيط ، جريللص (ن = ١١) • (ا) دور استوائى فى خلية مولدة للخلايا الأمية للاسبرمات يظهر بها كروموسوم X مفرد • (ب) دور انفصالى فى خلية مولدة للخلايا الأمية للاسبرمات (ج) الدور الانفصالى الأول يظهر به الكروموسوم X وهو يمر الى أحد القطبين متقدما بقية الكروموسومات • (د) دوربينى يظهر به الكروموسوم X داخل حويصلة منفصلة • (هـ) مرحلة متأخرة من (و) مبينا النواتين المستقلتين • (و) الدور التمهيدى الثانى فى مرحلة متأخرة حيث قد بدأ تكوين المغزل والكروموسوم X موجود بالفعل عند أحد القطبين •

(به كروموسوم X واحد ، مقابل كروموسومين X فى الأنثى) وكذلك يوجد جنسان من الأفراد يتكونان بأعداد متساوية • وحيث ان

نوعى الاسبرم لا يختلفان الا فى آن آحدهما يحتوى على كروموسوم X فى حين أن الآخر يفتقد هذا الكروموسوم (شكل ٤ ـ ٣) ، فلابد أن يكون للكروموسوم X تأثير فى تعيين جنس النسل • وقد قدم بوفرى وجاليك عام ١٩٠٩ وكذلك ميريل عام ١٩١٠ البرهان على ذلك • ويمكن رؤية نوعين من الاسبرمات ينتجان من نويات اسبرماتيدات حشرة البروتينور من نصفية الجناح حيث يمكن مشاهدة الكروموسوم X كجسم شديد الاصطباغ (شكل ٤ ـ ٤) • وتتسلم البيضة كروموسوم X واحد نتيجة لانعزال الكروموسومات ويتوقف تكوين الزيجوت لذكر أو أنثى على نوع الاسبرم الذى يقوم بعملية الاخصاب •

وقد قدمت كاروثرز فى ١٩١٣ الدليل على موازرة التوزيع العشوائى لزوجين من الاليلات المتفارقة (القانون الثانى لمندل) للتوزيع العشوائى لأزواج الكروموسومات • وقد افترض ساتون قبل ذلك حدوث توزيع عشوائى للكروموسومات أثناء الانقسام الميوزى بحيث تتسلم الجاميطات الأحادية المجموعة الناتجة كل التوافيق الممكنة من كروموسومات الأب وكروموسومات الأم • وقد أقامت كاروثرز الدليل القاطع المفتقد من دراسة التوزيع فردى زوج « غير متكافىء الشكل » من الكروموسومات فى ذكر حشرة براكيستولا من مستقيمة الأجنحة •



شكل ٤ ـ ٤ : نويات اسبرماتيدية للحشرة النصفية الجناح ، بروتينور ، مبينا ٣٦ نواة من الفئة ذات الكروموسوم X يظهر بها الكروموسوم X الهتروبكنوزى ، ٣٢ نواة من الفئة الخالية من الكروموسوم X •

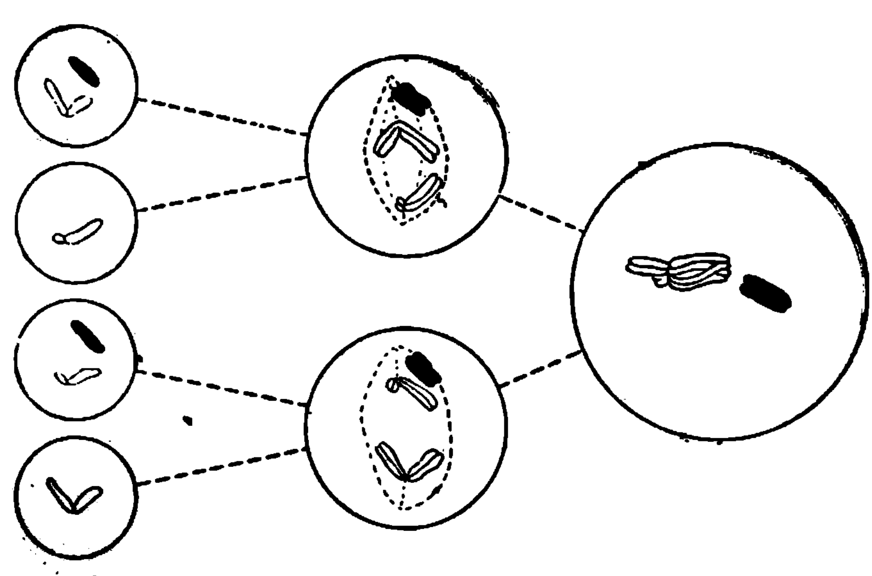
فقد اختلف فردا هذا الزوج من الكروموسومات فى الحجم اختلافا مرئيا وكانا يتزاوجان وينعزل الواحد منهما عن الآخر بانتظام • وباستخدام

الكروموسوم X الموجود فى الذكر XO أساسا للمقارنة أمكن بيان أن توزيع فردى الزوج غير المتكافىء كان عشوائيا تماما ، معطيا أربع فئات من الاسبرمات متساوية العدد (شكل ٤ ـ ٥) • ويختلف عدد أزواج الكروموسومات غير المتكافئة الشكل ، من واحد الى ثمانية ، فى الأفراد المختلفة لذكور حشرتين أخريتين من مستقيمة الأجنحة وهما تريمروتروبس ، سير كوتتيكس • وبمقارنة التوزيع فيما بين زوجين أو أكثر من هذه الأزواج غير المتكافئة أو فيما بينها وبين الكروموسوم X أمكن لكاروثرز ثانية (١٩١٧ و ١٩٢١) بيان التحقيق الدائم للتوزيع العشوائى المتوقع على الأساس المندلى • ولم يبق مجال للشك فى أن سلوك الجينات تنعكس صورته فنراها فى سلوك الكروموسومات وذلك فيما يتعلق بالانعزال والتوزيع المستقل •

فروض وبراهين اضافية

وقد استدعى قبول العلاقات المذكورة آنفا بين الجين والكروموسوم استيفاء شرطين اضافيين الأول هو وجوب استمرار كروموسومى من خلية لأخرى ، ابتداء من البيضة المخصبة الى تكوين الجاميطات (لتعليل الاستمرار الوراثى الذى تتطلبه الوراثة المندلية) • وكذلك لا بد أن تكون كروموسومات البيضة الأحادية أو الاسبرم مختلفة الواحدة منها عن الأخرى نوعيا من حيث تأثيرها الوراثى (لكى يمكن تعليل الفروق الاليلية المعروف أنها تحكم التكوين) • وقد أثبت بوفرى خلال بحوثه الرائعة أن هذه الشروط مستوفاة سيتولوجيا •

وبيان استمرار الكروموسومات من جيل خلوى الى آخر مع الاحتفاظ بشخصيتها الوصفية يشكل تحديا جديا حيث ان الكروموسومات تختفى عموما عن الانظار خلال الدور البينى ويعتبر من المستحيل طبعا تتبع كروموسوم مفرد من البيضة الى البلوغ خلال الانقسامات الخلوية المتتابعة • غير أن بوفرى قد أمكنه بيان أن الكروموسومات فى الدور التمهيدى فى نويات البلاستوميرة المبكرة للاسكارس ميجالوسيفالا تظهر فى نفس المواضع النسبية التى كانت تشغلها فى الدور النهائى السابق وان حجم وشكل الكروموسومات يبقيان دون تغير • وكان مما جعل هذه الدراسة ممكنة ، الحقيقة الواقعية بأن النويات تصبح مفصصه نتيجة لفشل الأطراف السائبة

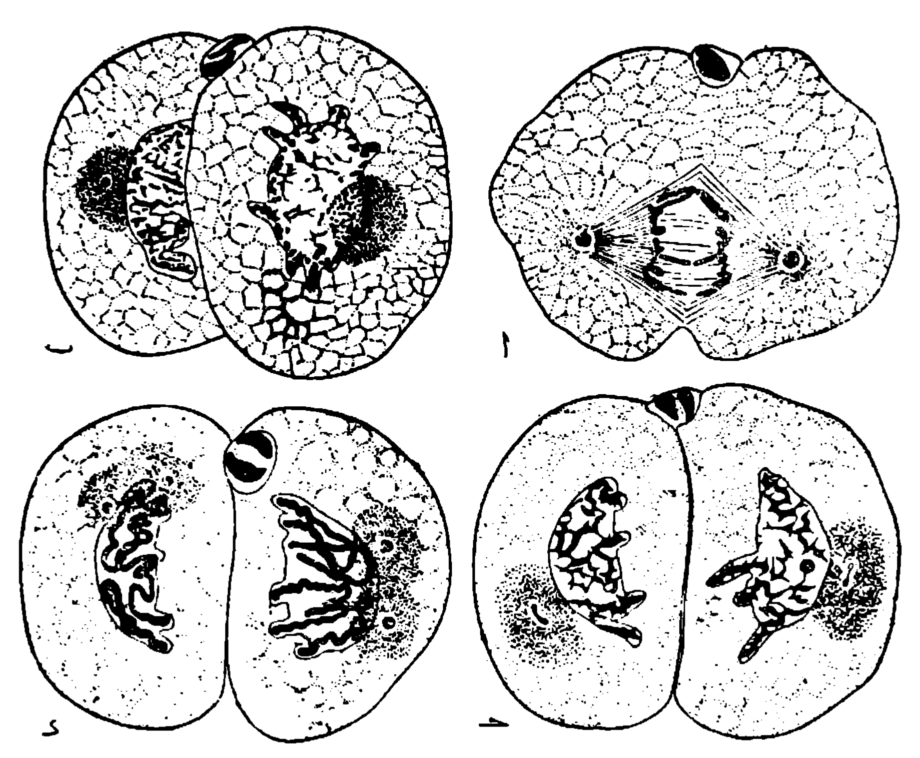


شكل ٤ ـ ٥ : تمثيل تخطيطى لمنشأ الطرز الاربعة من النويات الاسبرمية الناتجة من التوزيع العشوائى للكروموسوم X مـع فـردى الزوج الكروموســومى غير المتكافىء • الكروموسوم X مطموس بالأسود والنظيران غير المتكافئين ابيضان •

للكروموسومات الكبيرة التى على شكل العددين ٧ أو ٨ فى أن تسحب الى داخل جسم النواة أثناء اعادة تنظيمها فى الدور النهائى (شكل ٤ ـ ٦) • وفى الدور التمهيدى التالى توجـد الأطراف الحـرة فى هـــذه الفصــوص مصحوبة بظهور كل من النواتين الشقيقتين كصورة مرآئيـةللأخرى •

كما يهيىء الكروموسوم X فى كثير من الحشرات برهــانا اضافيا للاستمرار الوراثى حيث يبقى فى حالة بكنوزية واضح الرؤية خلال جميع أدوار الانقسام • وقد بين ريس وميرسكى (١٩٤٩) حديثا أن عـــدم رؤية الكروموسومات فى الخلية الحية المتجانسة ضوئيا خلال الدور البينى يرجع فقط الى حالة التشتت والانتشار التى تكون فيها حيثأمكن اظهـــــــار الكروموسومات ورؤيتها بوضوح عند اجراء تغيير فى تركيز الملح • كما أن كلود وبوتر (١٩٤٣) وباحثون آخرون بعد ذلك بينوا امكان فصل خيوط كروماتينية من نويات الدور البينى بعد بقرها ، باستعمال القوة المركزية الطاردة •

أما عن اختلاف كل من الكروموسومات في المجموعه الأحادية الواحد



شكل ٤ ـ ٦ : بيضات أسكارس فى حالة انقسام وهى التى استخدمها بوفرى ليبين الشخصية الفردية للكروموسومات (أ) الدور الانفصالى فى الانقسام التفلجى الأول (ب) دور الخليتين مبينا الفصوص فى النواة وقد تكونت نتيجة للأطراف الناتئة من الكروموسومات • (جـ) ، (د) فى الدور التمهيدى ، المبكر والمتاخر ، تبينان الكروموسومات وهى فى نفس المكان الذى شغلته فى الدور النهائى السابق •

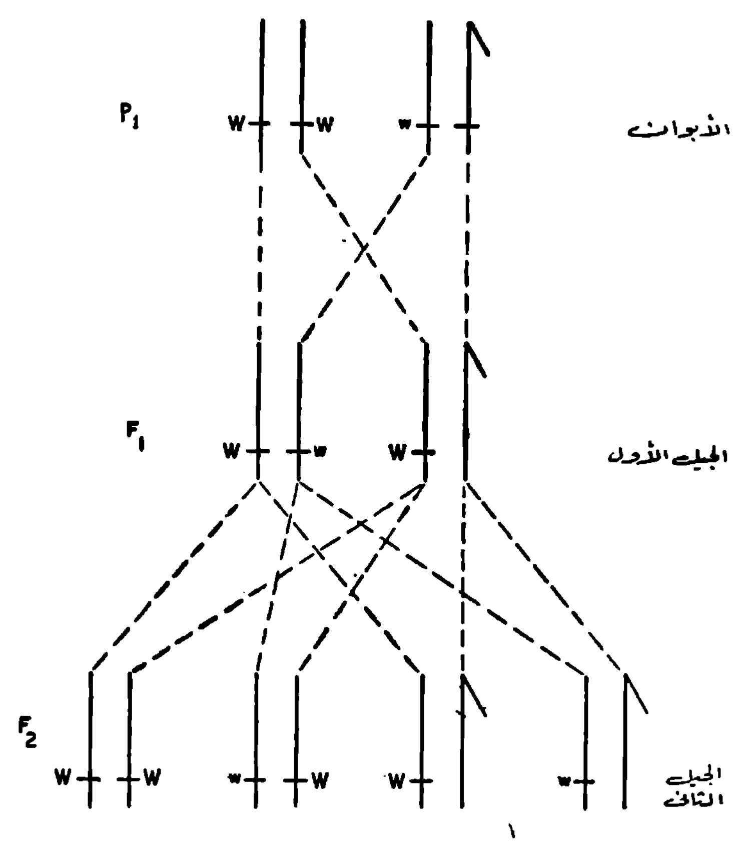
عن الآخر نوعياً من الوجهة الوراثية ، فقد أثبته بوفرى عن طريق دراسته السلوك التكوينى للبيضات الثنائية الاسبرم فى قنفذ البحر • وهى بيضات أخصب كلا منها اسبرمين ، وحيث أن كل اسبرم يدخل سنتروسوما الى البيضة ، وكذلك ينقسم كل سنتروسوم تمهيدا للانقسام الزيجوتى الأول ، فان الادوار الاستوائية والانفصالية الأولى تتميز غالبا بكونها رباعية الكوكب أى بتكوين مغزل ذى أربعة أقطاب • كما قد يتكون فى البيضات الثنائية الاسبرم انقسامات ذات ثلاثة أقطاب • وحيث ان النواة المنقسمة ثلاثية المجموعة (نواة البيضة بالاضافة الى نواتين اسبرميتين) ، فان توزيع الكروموسومات الى ثلاثة أو أربعة أقطاب عند الدور الانفصالى يكون غير منتظم حتما • وقد فصل بوفرى عددا كبيرا من البلاستوميرات الناتجة من الانقسام الأول لهذه

البيضات الثنائية الاسبرم ، وبين أن معظمها كان شاذا فى سلوكه التكوينى ولكنها لم تكن متماثله فى شذوذها • وكان بوفرى قد عرف قبل ذلك أن الأفراد الاحادية المجموعة أو الثلاثية أو الرباعية يمكنها النمو طبيعيا ، ولذا استخلص أن السلوك التكوينى الشاذ هو نتيجة للتوزيع غير المنتظـم للكروموسومات الذى يجرى فى الانقسامات الأولى المتعددة الأقطـاب (الانقسامات التى تلى ذلك تكون عادية) • وينبنى على هذا أنه يجب أن يكون لكل كروموسوم طبيعة نوعية فردية تعبر عن نفسها أثناء التكوين والنمو • ونحن الآن نعرف أن الفروق النوعية بين الكروموسومات تكمن فى الجينات المختلفة نوعيا والتى تتكون منها الكروموسومات •

الارتباط بالجنس

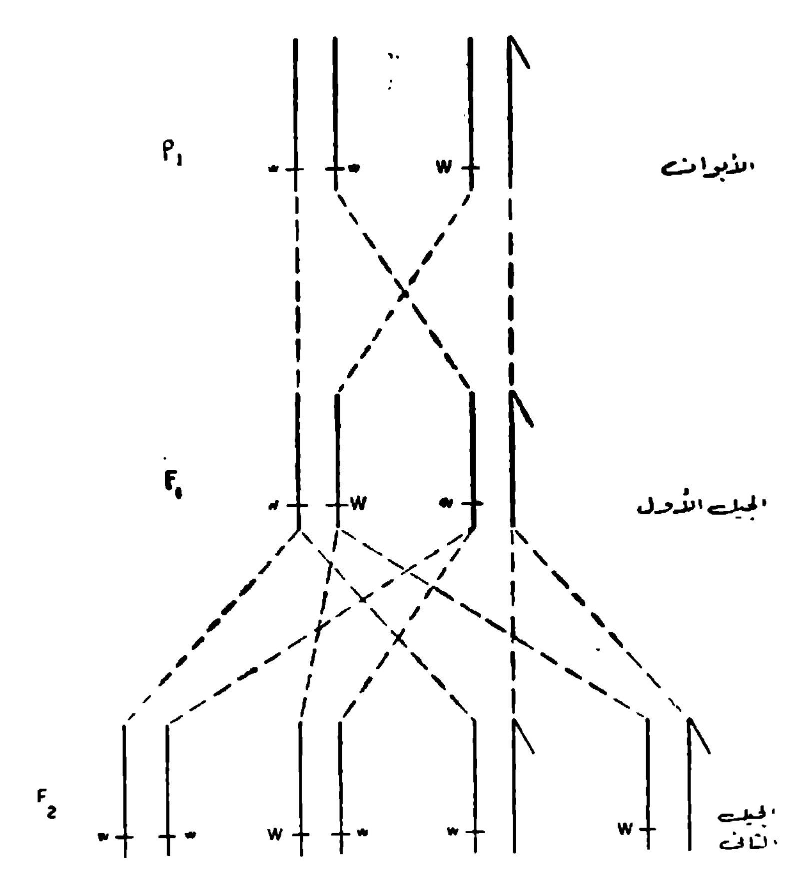
لم يهيىء التوازى بين السلوك الجينى والسلوك الكروموسومى الذى بحثناه آنفا أكثر من مجرد دليل تفصيلى غير مباشر على أن الجينات محمولة فى الكروموسومات أو أنها جزء منها • وقد ظل الموقف على هذا النحو الى أن بين بردجز (١٩١٦) فى سلسلة من الدراسات الكلاسيكية ، أن جينا معينا يوجد فى كروموسوم معين •

وكان ت • هـ • مورجان قد بين أن انتقال «أبيض white » وهوجين متنحى للون العين فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يتوقف على الجنس الذى يحمل الجين عند اجراء التلقيح الأول • فمثلا اذا لقح ذكر أبيض العينين أنثى حمراء العينين فان ذباب الجيل الأول من الجنسين يكون أحمر العينين فى حين تكون اناث الجيل الثانى جميعا حمراء العينين أما الذكور فتكون حمـراء العينين وبيضاء العينين فى أعداد متساوية (شكل ٤ ــ ٧) • وحيث ان الجنسين ينتجان بأعداد متساوية فان مثل هذا التلقيح يعطى النسـبة العادية ٣ : ١ فيما عدا الأفراد المتنحية البيضاء العينين فانها تكون ذكورا دائما • وعند اجراء التلقيح العكسى باستخدام انثى بيضاء العينين وذكر أحمر العينين فان ذكور الجيل الأول تكون بيضاء العينين وأناثه حمراء العينين ، أما فى الجيل الثانى فيكون نصف الذكور ونصف الاناث أبيض العينين ، أما النصف الآخر من كل منهما فيكون أحمر العينين •



شكل ٤ ـ ٧ : نتائج الجيلين الأول والثانى لتلقيح أنثى من الطراز البرى ، احمر العينين (W) بذكر ابيض العينين (w) فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ٠

وهــذا النوع من الوراثة يتوازى مع انتقال الكروموســوم X كما هو ممثل فى (الشكل ٤ ـ ٨) ٠ غير أن بردجز (١٩١٦) بين نهائيا أن الجين (أبيض) موجود فى الكروموســوم X فقــد لاحظ فى تلقيح بين أنثى بيضاء العينين وذكر أحمر العينين ، ظهور أفراد شاذة يشير تركيبها العاملى الى حدوث فشل فى طراز الوراثة التصالبية المعتاد للكروموسومات ٠ وهكذا حدث أن جيلا أولا كان يجب ألا يحوى بين أفراده غير اناث حمراء العينـين وذكور بيضاء العينين ، ظهر به أناث بيضاء العينين وذكور حمراء العينين وكان ظهور الاناث الشاذه بمعدل ١ فى كل ٢٥٠٠ ومعـدل ظهـور الذكـور الشاذة ١ فى كل ١٢٠٠ ٠



شكل ٤ ــ ٨ : نتائج الجيلين الأول والثاني لتلقيح أنثى من الطراز البرى بيضاء العينين (w) بذكر أحمر العينين (W) فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ٠

ومبين بالشكل ٤ ــ ٩ تفسير بردجز لهذه الظاهرة المعروفة بعدم الانفصال الابتدائى ٠ فالاناث الشاذة تنتج بسبب أنه يحدث أثناء الانقسام الميوزى للبيضة أن يبقى الكروموسومان X فيها ثم تخصب البيضة فيما بعد باسبرم يحمل الكروموسوم Y ٠ ولقد تأكد سيتولوجيا أن جميع الاناث الشاذة البيضاء العينين كانت XXY بدلا من XX ٠ أما الذكور الشاذة الحمراء العينين فتنتج من تلقيح بيضة خالية من الكروموسوم X باسبرم حامل للكروموسوم X ٠

وتكون الذكور من الطراز XO عقيمة لغياب الكروموسوم Y ويدل معدل ظهورها المرتفع على أن تكوين البيضات الخالية من الكروموسوم

♀ \ ♂	W	Y
w	Ww أنثى حمراء عادية	wY ذكر أبيض عادى
ww	wwW يموت عادة	wwY أنثى بيضاء شاذة
O	WO ذكر أحمر عادى	YO يموت

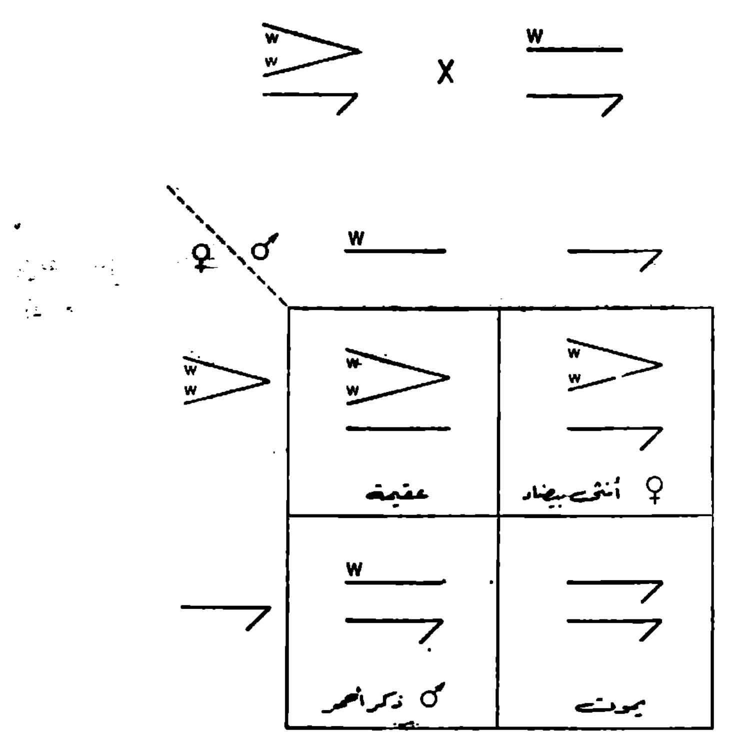
بيض عادى
بيض شاذ

شكل ٤ ـ ٩ : بيان تخطيطى يبين نشأة الأفراد الشاذة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، فى حالة تكوين بيضات ذات كروموسومى X وبيضات خالية من الكروموسوم X نتيجة لعدم الانفصال ٠

X أعلى من تكوين البيضات XX ٠ ويمكن تعليل هذا بفرض أن البيضات الخالية من الكروموسوم X تنتج من عدم الانفصال الأولى (بمعدل ١ فى كل ٢٥٠٠) ، وكذلك من فشل بقاء أحد كروموسومى X فى نواة البيضة ولربما كان ذلك بسبب التلكؤ والتخلف فى الدور الانفصالى ٠ وقد وجد بردجز أيضا أنه يمكن بيان حدوث عملية عدم الانفصال الابتدائى فى عدد من الجينات الأخرى المعروف أنها تقع على الكروموسوم X ، وكذلك لبعض الجينات الموجودة على الكروموسوم الرابع الصغير الذى يمكن أن يوجد فى الحالة الأحادية أو الثنائية أو الثلاثية ٠ وفى كل من هذه الحالات كان التلازم بين السلوك الوراثى والسيتولوجى دقيقا ٠ ولم يدع ذلك أى شك فى أن الفروق النوعية بين الكروموسومات ، على حد تعبير بوفرى ، هى نتيجة الجينات المختلفة نوعيا والتى يوجد تلازم بينها وبين كروموسومات معينة ٠

وقد اكتشفت ل ٠ ف ٠ مورجان فيما بعد سلالة من الدروسوفلا ميلانوجاستر تعطى ١٠٠٪ عدم انفصال ٠ وكما كان الأمر مع الأفراد الشاذة فى حالة بردجز ، ظهر أن الاناث تتلقى كلا الكروموسومين X من الأم

وتتلقى الذكـور الكروموسوم X المفـرد من الأب كما بين الفـحص السيتولوجى لكروموسومات الأنثى التى بالتركيب XXY أن الكروموسومين X ملتحمان كل منهما بالآخر بالقرب من السنترومر مما ينتج عـنه ذهابهما دائما الى نفس القطب • ومبين بالشكل (٤ ــ ١٠) نظام الوراثة فى الحـشرات الملتحمة الكـروموسـومين X طبقا لما جرى عليه العرف فى تسميتها •



شكل ٤ ــ ١٠ : وراثة كروموسومى X الملتحمين فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مبينا انتقال لون العين الأحمر ولون العين الأبيض •

الارتبـاط والعبـــور

العدد الكروموسومى الأحادى فى أى كائن عدد محدد ، وهذا العدد فى الدروسوفلا ميلانوجاستر أربعة • وباكتشاف أعداد متزايدة من الجينات

الطافرة ، أمكن ادراك الحقيقة بأن بعض هذه الجينات لابد أن تحتل مواقعها فى نفس الكروموسوم • وقد أعطى كل من هذه الجينات على حدة نسبا فى الجيل الثانى تتفق مع المتوقع مندليا ، ولكن عند دراستها فى أزواج أو مجموعات من ثلاثة أو أكثر أعطت نسبا فى الجيل الثانى كثيرا ما ابتعدت عن الانعزالات العادية المتوقعة على أساس التوزيع العشوائى • وكان بيتسون أول من اكتشف هذه النسب المنحرفة (١٩٠٥) فى بسلة الزهور • وقد ساد الاعتقاد فى بادىء الأمر أنها حالات شاذة ، ولكن عندماتأيدت فى الكائنات الأخرى بدتالبيانات لكثير من البيولوجيين كدليل على عدم صحة قوانين مندل • والواقع أنالقبول العام لنظرية الكروموسومات للوراثة قد تأخر ، بسبب هذه البيانات ، الى أن أوضح المشتغلون بدراسة الدروسوفلا بقيادة مورجان (١٩١٠ ـ ١٩١٥) الارتباط والعبور،وبينوا تماما أنه بالرغم من أن قانون مندل للتوزيع العشوائى ليس خاطئا الا أنه ليس عام التطبيق كما كان يظن فى وقت ما • وأنه عندما يزيد عدد الجينات المعروفة على العدد الأحادى للكروموسومات فلا مفر من أن يظهر بعض هذه الجينات ارتباطا فيما بينها أى انها تميل لأن تورث معا كمجموعة أكثر من أن تورث فرديا •

وقد أسست المجموعات الارتباطية فى عدد من النباتات والحيوانات • وتعتبر المجموعات التى حددت فى الدروسوفلا ميلانوجاستر والذرة والنيوروسبورا (فطر) أنها أكثرها كمالا • ولكن هناك مجموعات أخرى أقل استفاضة حددت فى الطماطم والقمح وفى عدد من أجناس الدجاج والقوارض وفى الانسان •

الارتباط التام

قرمزى (pr) ومختزل (vg) جينان اوتوسوميان متنحيان موجودان على الكروموسوم الثانى فى الدروسوفلا ميلانوجاستر وقد قام بردجز بدراسة علاقاتهما الارتباطية وقد نتجت البيانات التالية من تلقيح أنثى من الطراز البرى بالتركيب + + / + + بذكر يحمل كلا الجينين الطافرين بحالة أصيلة بالتركيب pr vg / pr vg (مأخوذة من سترتفانت وبيدل ١٩٣٩) •

الابوان	P ++ / ++ ♀ × pr vg / pr vg ♂	
الجيل الأول	F_1 ++ / pr vg ♀♀ & ♂♂	
التلقيح الاختبارى	Test cross pr vg / pr vg ♀ × F_1 ♂	
نسل التلقيح الاختبارى	طراز برى (++)	٥١٩
	قرمزى مختزل (pr vg)	٥٥٢
	مختزل (+ vg)	صفر
	قرمزى (pr +)	صفر
المجمـــوع		١٠٧١

ملحوظة : علامة الأنثى ♀ أو الذكر ♂ وبحالة زوجية ♀♀ & ♂♂ تدل على الجمع والتلقيح الاختبارى يشمل تلقيح الفرد المراد اختباره ، وفى هذه الحالة ♂ F_1 مع المتنحى الأصيل من الجنس الآخر • ويعين هذا الاختبار أنواع الجاميطات التى ينتجها الفرد الخليط • ويدل الخط الموضوع بين زوجى الاليلات على أن الاليلات التى فوق الخط تقع على كروموسوم والتى تحتـــه تقع على النظير الآخر •

ولم يكن من بين مجموع الحشرات التى فحصت (١٠٧١) غير حشرات بالتركيب أو الاتحادات الأبوية للجينات أى أن الاتحادين ++ و pr vg بقيا كما هما ولم يظهر أى انعزال فالارتباط فى هذه الحالة يكون تاما •

الارتباط غـير التـام

والحقيقة أن بيانات الارتباط التى وصفناها فيما سبق بيانات غير عادية ، حيث أن الدروسوفلا واحدة من مجموعة كائنات تظهر جيناتها ارتباطا تاما فى الجاميطات المذكرة ، لأنه عند اعادة نفس التلقيح حيث لقحت اناث الجيل الأول اختباريا مع الذكور المتنحية الأصلية ، نتجت البيانات التاليـــة (مأخوذة من سترتفانت وبيدل ١٩٣٩) •

الأبوان	P ++ / ++ ♀ × pr vg / pr vg ♂
الجيل الأول	F_1 ++ / pr vg ♀♀ & ♂♂
التلقيح الاختبارى	Test cross ++ / pr vg ♀ × pr vg / pr vg ♂

		الطرز المظهرية	العدد
نسل التلقيح الاختبارى		+ +	١٣٣٩
		pr vg	١١٩٥
		+ vg	١٥١
		pr +	١٥٤
المجمـــوع			٢٨٣٩

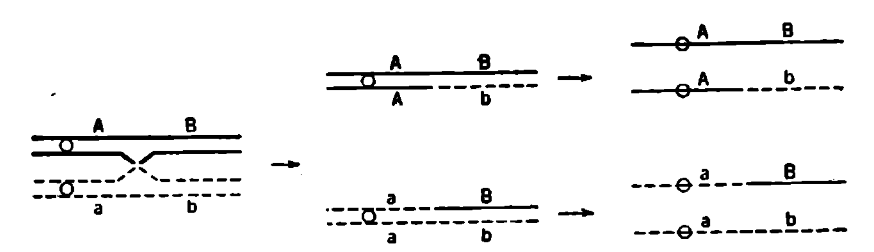
ففى نسل التلقيح الاختبارى نحصل على جميع الطرز المظهرية الأربعـــة الممكنـــة ولـكن يلاحـظ أن الطـرازين الأبـــوين ++ و pr vg أكثـر عـــددا من الاتحـادين الجـــديدين vg + و pr + ويبدو واضحا الانحراف عن التوزيع العشوائى • وتحسب النسب المئوية للاتحادات الجديدة بجمع الطرز الجديدة والقسمة على للمجموع الكلى $\frac{١٥٤ + ١٥١}{٢٨٣٩}$

ويهيىء العدد الناتج (٧ر١٠) مقياسا للبعد الوراثى الذى يفصل الجينين على الكروموسوم • وفى حدود الخطأ التجريبى يجب أن نحصل على نفس النسبة المئوية اذا كانت السلالتان الأبويتان بالتركيب + و pr + / pr vg / + vg مما يدل على أن النسبة المئوية للاتحادات الجديدة لا تتأثر بالاتحادينالابويين الخاصين ولكنها تتأثر بالعلاقات المكانية للجينات على الكروموسوم فمثـلاباستعمال الجينين بنى bw ومنقوط sp على نفس الكروموسوم فانه يعطى النسبة المئوية للاتحادات الجديدة ٥ر٢ • ونتيجة لذلك يعنى هذا وراثيا أن قرب هذين الجينين أحدهما من الآخر أشد من قـــرب pr الى vg • .

الأساس السيتولوجى للعبور

تعرف العمليـــة التى تؤدى الى الارتباط غير التام بالعبـــور ويمثـل الاتحادان الأبويان للجينات الطرز اللاعبورية . والاتحادات الجديدة للجينات الطرز العبورية •

وتهييء دراسة الأحداث التى تجرى خلال الانقسام الميوزى حلا للأساس المادى لهذه الظاهرة • ويجب أن نتذكر هنا كيف أن الكروموسومات النظيرة تتلاصق فى الدور التمهيدى الميوزى أحدها بالآخر بطريقة تجعلهما متزاوجين على مدى طولهما مع ابتداء الدور الضام • وفى الدور الانفراجى ، الذى يلى مباشرة ينفرج النظـيران بعضهما عن بعض ولا يربط أحدهمـا بالآخـر غير اتصالات عند بعض نقط معينة على مدى طولهما ، ونقط الاتصال هـذه هى الكيازمات • ومن المتفق عليه بصفة عامة أنها تمثل نقط العبور الوراثى ، وبعبارة أخرى يجب أن يمثل العبور تبادلا واقعيا بين المادة الكروماتينيـة للكروموسومات النظيرة • وترى أيضـا كـل من الكروموسومات النظـيرة فى الدور الانفراجى منشقة طوليا الى كروماتيدتين ، ويمكن فى المحضرات الواضحة للخلايا الميوزية أن نرى الكيازما لا تشمل الا اثنين فقط مـن الكروماتيدات الأربعة للوحدة الثنائية • فالعبور يقع اذا بين الكروماتيدات وليس بين الكروموسومات الكاملة •



شـكل ٤ ـ ١١ : عبـورين الجينين المرتبطين A ، B •عنـد كـل نقطـة يقـع بها عبور تتبادل كروميدتان من الكروميدات الأربعة الأجزاء بينهما • ويمكن ادراك العبور سيتولوجيا على هيئة كيازما •

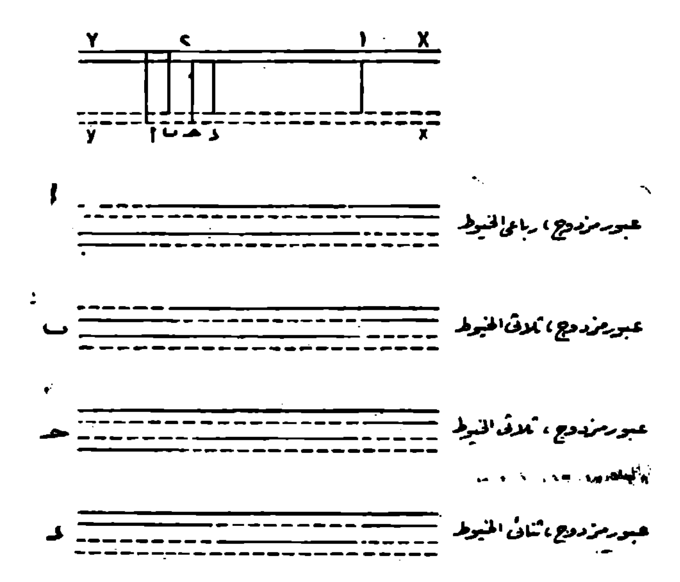
ويمثل الشكل (٤ ـ ١١) بطريقة بيانية التفسير السيتولوجى للعبور • وعلى أساس أسانيد مختلفة ، يمكن بيان أن الكيازما تمثل عبورا حدث بين كروماتيدتين غير شقيقتين ، حيث ان العبور الذى قديحدث بينالكروماتيدات الشقيقة لا يمكن اكتشافه فى صورة كيازما • وتظل الكروماتيدات الشقيقة متلازمة على جانبى الكيازما الى الدور الانفصالى حتى تفترق الكروموسومات المتزاوجة • وتعطى الكروماتيدات التى لم يحدث بها تبادل نسلا لا عبوريا والتى وقع بها تبادل تعطى طرزا عبورية •

وتزداد فرص حدوث ترتيبات جديدة بين مجموعات الجينـات المرتبطة

مع وقوع أكثر من كيازما واحدة بين أى كروموسومين نظيرين · ولكن من الواضح أنه لابد من حدوث كيازما (تبادل) بين أى جينين لكى يمـــكن اكتشاف العبور بينهما · ولا يتغير كثيرا عدد الكيازمات التى تحدث بين نظيرى زوج من الكروموسومات من خلية الى أخرى (فمثلا عدد الكيازمات فـى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر يتراوح من صفر الى ٣ فى الخلية) ويتوقف هذا العدد بصفة عامة على طول الكروموسوم · ومع أن موضع الكيازمات قد يتغير كثيرا فى بعض الأنواع الا أنه قد يكون ثابتا تقريبا فى البعض الآخر ·

ولهذا فانه توجد علاقة معينة بين الكيازمات المرئية سيتولوجياوحدوث العبور · حيث ان حدوث كيازما واحدة بين زوج من الكروموسومات النظيرة يؤدى بعـــد اتمـام الانقســام الميــوزى الى تكوين كروماتيدتين لاعبوريتين وكروماتيدتين عبوريتين · وبتعبير آخر ، اذا فرض أنه فى ٢٥ خلية ميوزية تتكون كيازما واحدة دائما فى منطقة معينة واقعة بين جينين ، وعلى فرض أنه يمكن الحصول على جميع الكروماتيدات المائة الناتجة من هذه الخلايا ، فـــان خمسين منها تكون عبورية والخمسين الأخرى غير عبورية · وعلى ذلك فان تكوين الكيازمات بنسبة ١٠٠٪ يؤدى الى نسبة ٥٠٪ عبور وهى أعلى نسبة للعبور يمكن الحصول عليها بين جينين تحت الظروف التى وصفت · ففى حالة العلاقة الارتباطية pr vg التى وصفت فيمـا سبق تنتـج ١٠ر٧٪ عبور من معدل لتكوين الكيازما يعادل ٢١ر٤٪ ·

ومع ازدياد المسافة بين الجينين يزداد احتمال حدوث كيازمتين فى المنطقة التى تفصلهما · وعلى كل حال ، فان تكوين كيازمات عديدة بين جينين لا يغير من الحقيقة بأنه مهما كانت المسافة التى تفصلهما ، فان الحد الأعلى لقيمة العبور الذى يمكن ادراكه بين جينين لايزال ٥٠٪ · وفى شكل (٤ ــ ١٢) مبين الأساس السيتولوجى لهذا التعليل الذى أمكن اثباته تجريبيا · والمفروض فى هذا الشكل أن العبور فى المنطقة التى على اليمين (المنطقة ١) ثابت · ويحدث دائما بين كروماتيدتين غير شقيقتين معينتين بينما العبور الثانى الى اليسار (المنطقة ٢) والمرموز له بالحرف أ ، ب ، جـ ، د يمثل الطرق الأربع التى يمكن أن يحدث بها العبور بالنسبة للعبور الذى الى اليمين · وهــذه الطرق تشمل التوافيق الأربعة الممكنة لحدوث العبور عشوائيا بين أى اثنتين من الكروماتيدات غير الشقيقة · ومبين الى اليمين من الشكل الكروماتيدات



شكل ٤ – ١٢ : عبور مزدوج بين جينين X , Y وطرز الكروماتيدات الناتجة عنه • العبور في المنطقة (١) مبين على أنه ثابت ، والعبور في المنطقة (٢) على أنه عشوائي ، والحروف أ – د تمثل الطرق الأربع الممكنة • وبالنسبة للجينين اللذين يقع بينهما العبور ، فان نسبة الكروماتيدات العبورية الى الكروماتيدات اللاعبورية تكون ٤ لاعبورية ٨ مفردة العبور ٤مزدوجة العبور •

الناتجة • فاذا جمعنا الكروماتيدات الناتجة من كل هذه الطرق ، كل نوع على حدة ، أى اللاعبورية ثم الفردية العبور فى المنطقة (١) ثم الفردية العبورفى المنطقة (٢) ثم الزوجية العبور في المنطقتين (١ و ٢) فانه يتضح أن كلا منها تمثل أربع مرات ، وان الكروماتيدات العبورية ثلاثة أمثال الكروماتيدات اللاعبورية غير أنه فيما يتعلق بالعبور الذى يمكن اكتشافه وراثيايجبملاحظة أنارتباط الجينين X , Y ظــل سـليما فى جميــع الكروماتيــدات المزدوجة العبور وليس من الممكن تمييزها من الطرز اللاعبورية وبذلك يبقى الحد الأعلى لقيمة العبور عند مستوى ٥٠٪ •

وقد يكون من المستحيلعمليا ، فىتجربةواقعية ،استعادة الكروماتيدات الأربــع الناتجة من خلية ميوزية واحدة • وهــذا فيما عدا بعض النباتات الدنيئة مثل النيوروسبورا • وفى بيضات النباتات والحيوانات الراقيــة تبقى واحدة فقط • وفى الحيوانات تمر باقى الكروماتيدات الى الأجســـــام

القطبية وتفقد · أما فى النباتات فانها تتوزع بطرق شتى حسبما يتفق وطريقة تكوين الكيس الجنينى · وفى الخلايا الميوزية فى الذكر فان كل كروماتيدة تدخل اسبرما أو حبة لقاح · ولكن لا توجد طريقة تسمح باستعادة كروماتيدة معينة بصفة مؤكدة وعلى هذا فان نسبة العبور يجب تحديدها باستخدام طرق احصائية · غير أن الخبرة قد بينت أن هذه الطرق يمكن الاعتماد عليها ويمكن اعادة تنفيذها دون اختلاف اذا ظلت الظروف البيئية ثابتة ·

وفى بعض أنواع الفطر ، مثل الفطر الزقى نيواوسبورا فان جميع الكروماتيدات ، الناتجة من خلية ميوزية واحدة ، يمكن استعادتها عن طريق فصل الأبواغ الزقية فى ترتيب متسلسل من الزق · ويمكن فى هذه الحالة اجراء اختبار مباشر للفروض التى وضعت نتيجة للدراسات وراثية فى الكائنات الأخرى · وفيما عدا بعض الاستثناءات البسيطة (وستبحث فيما بعد) فان هذه الفروض قد تأيدت ·

الخرائط الوراثية

وقد أدى استمرار مورجان وسترتفانت ومولر وبردجز (١٩١٥) فى دراسة العبور فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، والتى قدمت مبدئيا فى صورة مفصلة فى مجلدهم التاريخى « نظام الوراثة المندلية » ، الى سلسلة هامة من الفروض دعمت بقوة التوازى بين الجينات الرمزية من جهة وبين الكروموسومات المادية من جهة أخرى · ومنذ ذلك الوقت قد تأيدت هذه الفروض التفسيرية تماما فى كائنات أخرى ·

القيود المحددة لمجموعات الارتباط

فرض ساتون (١٩٠٢ ـ ١٩٠٣) ، على أساس دراساته الخاصة وكذلك على أساس دراسات فان بندن وبوفرى ومونتجمرى ، أن العدد الكروموسومى الجسمى أو الثنائى يتكون من مجموعتين من الكروموسومات كل منها تكون مجموعة أحادية ، واحداهما أمية المصدر والأخرى أبوية ·

وكذلك بين بوفرى أن كل كروموسوم من المجموعة الأحادية مختلف نوعيا عن الآخرين فى تأثيراته على التكوين • وبمعرفة أنه لابد للاليلين المختلفين لنفس الجين أن يظلا على الكروموسومين النظيرين حتى يتم التوافق بينها وبين النتائج المندلية المتوقعة للانعزال ، يمكن فرض أن الجينات المرتبطة يجب أن تقع فى مجموعات لا يصح أن يزيد عددها على العدد الأحادى للكروموسومات • وتعرف هذه القاعدة « بالحد العددى لمجموعات الارتباط » • وقد وقعت الجينات المائة التى كانت تعرف فى الدروسوفلا ميلانوجاستر فى ذلك الوقت فى أربع مجموعات ، دون زيادة ، مما يتفق مع العدد الأحادى للكروموسومات وهو أربعة أيضا • وبالرغم من أن عددا كبيرا من الجينات الاضافية قد اكتشفت فى هذا النوع ، منذ ذلك الوقت ، فانها جميعا قد عينت مواضعها فى نفس المجموعات الارتباطية الأربع •

وعدد المجموعات الارتباطية فى الذرة عشر ، وفى البسلة سبع ، والعدد الأحادى للكروموسومات فى هذين النباتين هو عشرة وسبعة على الترتيب • وقد اتضحت صحة نفس الشىء فى النباتات والحيوانات الأخرى التى تعرف وراثيا معرفة جيدة • ولم يزد عدد المجموعات الارتباطية فى أى حالة عن العدد الأحادى للكروموسومات • وصحيح أن بعض التأثيرات الوراثية المعينة يبدو أنه غير مرتبط بكروموسومات معينة معروفة (كالحالات التى نوقشت فى الباب الثانى) ولكن هذه تأثيرات فردية وليست ظواهر مجمعة تتوارث بصورة ارتباطية •

الترتيب الطولى للجينات والمسافات الخريطية

استخلص مورجان من دراسته لبعض الجينات فى الكروموسوم X الفرض بأن هذه الجينات تترتب طوليا ، ولكل منها مكان مخصص على المدى الطولى للخيط الكروموسومى (كرومونيما) • ويشغل آليل كل منها الموضع المقابل فى الكروموسوم النظير • وقد نشأ هذا الفرض كنتيجة طبيعية للملاحظات الآتية :

(١) أنه يمكن تقسيم الجينات العديدة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر الى أربع مجموعات ارتباطية تناظر الكروموسومات الأربعة في المجموعة الأحادية •

(٢) أن البرهان بأن الارتباط عندما لا يكون تاما فان ذلك يكون بنسبة معينة ثابتة يمكن تفسيرها على أنها دالة على العلاقة الموضعية الثابتة بين الجينات المرتبطة • وقد ناقش رو فى سنة ١٨٨٣ وكورنز ودى فريز بعد ذلك امكان هذ الترتيب الطولى للوحدات الوراثية • ولكنه كان من الضرورى للصياغة الرسمية للفرض ولامكان التنبؤ بموضع المواقع الجينية ، الحصول على البرهان الوراثى المرتبط بذلك • وقد ابتدع سترتفانت (١٩١٥) اختبارا يمكن به تعيين الموضع والترتيب الطولى لجين ثالث بالنسبة لجينين آخرين على نفس الكروموسوم • وبسبب استعمال ثلاثة جينات فى نفس الوقت فقد عرف هذا الاختبار « بتلقيح النقط الثلاث » •

فاذا فرض أن الترتيب التسلسلى الصحيح لثلاثة جينات فرضية هو a b c وأن المسافات التى بينها تدل عليها معدلات العبور التى تقع بينها ، فان التلقيح الاختبارى $\frac{(+\,+\,+)}{a\ b\ c}$ مع المتنحى الثلاثى $\frac{(a\ b\ c)}{a\ b\ c}$ يمكن أن يعطى الطرز المظهرية الممكنة الآتية مع تجميع كل طرازين مكملين معا •

لا عبورية	+ + + a b c
مفردة العبور من النوع (١)	+ b c a + +
مفردة العبور من النوع (٢)	+ + c a b +
مزدوجة العبور (١ و ٢ معا)	+ b + a + c

وعلى أساس نظام العبور الذى بيناه آنفا ، فانه ينتظر أن تكون المجموعة اللاعبورية هى أكثرها عددا ، وينشأ العبور المفرد من النوع (١) من تبادل بين الكروماتيدات فى المنطقة المحصورة بين الجينين b , a والعبور المفرد من النوع (٢) من تبادل فى المنطقة بين الجينين c , b وتتوقف نسبة كل من نوعى العبور المفرد ، بصفة عامة على المسافة الطولية b , a وكذلك بين c , b وتحتوى مجموعة العبور المزدوج على أقل عدد من الأفراد وهذا ناتج من الحقيقة بأن وقوع العبور بين أى جينين هو دالة احصائية للمسافة بينهما ، كما يكون

حدوث العبور فى نفس الوقت فى منطقتين متجاورتين معادلا لحاصل ضرب احتمالى العبور المفرد فى كل من المنطقتين ولهذا يكون أقل من كل منهما ٠

وتوضح تجربة أجريت فى الذرة طريقة استخدام تلقيح النقط الثلاث فالجينـات « بنى العـرق الوســطى (bm) » وأحمر الاليرون (pr) وبـادرة (V) مصفرة تقع جميعا على الكروموسوم الخامس ، وكانت البيانات التى نتجت من الدراسات الارتباطية لها كما يلى (امرسون وبيدل وفريزر ١٩٣٥) ٠

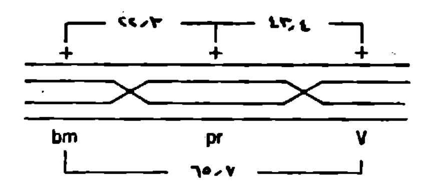
الأبوان	$\frac{+\ +\ +}{+\ +\ +} \times \frac{bm\ pr\ v}{bm\ pr\ v}$	P
الجيل الأول	$\frac{+\ +\ +}{bm\ pr\ v}$	F_1
التلقيح الاختبارى	$\times \frac{bm\ pr\ v}{bm\ pr\ v}$	Testcross F_1

نسل التلقيح الاختبارى

لاعبورى	+ + + bm pr v	٢٣٢ ٢٣٥	١ر٤٢٪
عبور مفرد بين pr , bm	+ pr v bm + +	٨٤ ٧٧	٥ر١٤٪
عبور مفرد بين v, pr	+ + v bm pr +	٢٠١ ١٩٤	٦ر٣٥٪
عبور مزدوج بين pr , bm وبين v, pr	+ pr + bm + v	٤٠ ٤٦	٨ر٧٪
		١١٠٩	

ويمكن من المجموعات المذكورة عاليه والتى يتكون كل منها من طرازين مكملين استخلاص حقائق معينة بكل سهولة ٠ فالطرازان اللاعبوريان هما بالطبـع اللذان يحتفظان بالاتحادين الجينيين الأبويين الأصليين ٠ كما يمكن

تمييز طرازى العبور المزدوج لأنهما يكونان أقلها تكرارا • والمجموعة الأخيرة تهيىء معلومات عن الترتيب الطولى للجينات الثلاثة ، حيث انه بالنسبة للجينين v , bm قد حدث تبادل للموضع بين الجين pr وأليله السائد كما هو مبين بالشكل ٤ ــ ١٣ •



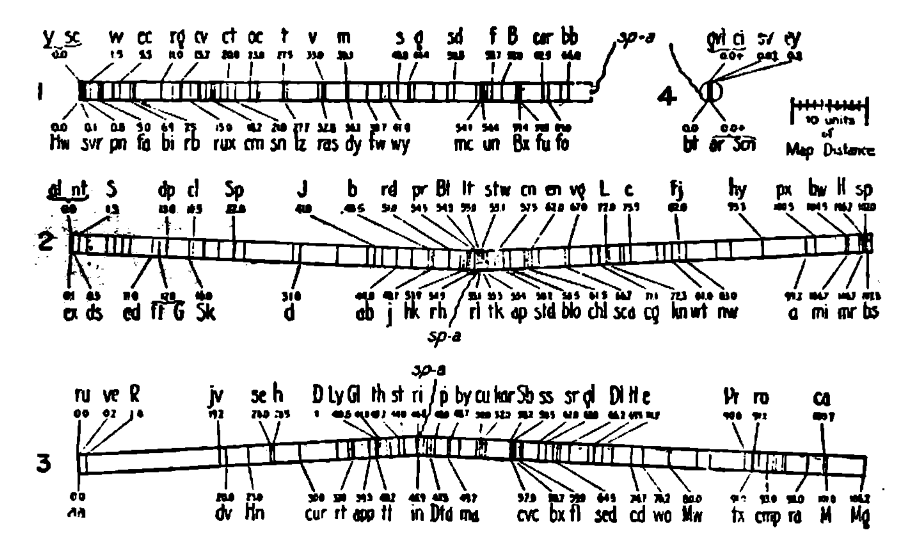
شكل ٤ ــ ١٣ : خريطة ارتباط للمنطقة bm pr v من الكروموسوم الخامس فى الذرة ، تبين ترتيب الجينات والطول الخريطى الكلى بينها •

وعلى ذلك يكون ترتيب الجينات الثلاثة هو bm pr v • ويؤلف الطرازان الباقيان طرازى العبور المفرد فأحدهما يمثل الفئة التى حدث فيها العبورين pr , bm والثانية التى حدث فيها العبورين v , pr •

وعند حساب المسافة الوراثية بين جينين فانه يجب أن تؤخذ فى الاعتبار جميع التبادلات التى تحدث فى منطقة معينة • فالمسافة بين pr , bm . ليست ١٤٫٥ بل هى ١٤٫٥ + ٧٫٨ = ٢٢٫٣ • وبعبارة أخرى لا تمثل نسبة العبور المفرد فى المنطقة bm - pr النسبة الكلية للتبادل • ويجب اضافة نسبة العبور المزدوج التى تمثل عبورا فى المنطقة bm - pr اليها أيضا • وبالمثل فان النسبة الكلية للعبور فى المنطقة pr - v هى ٣٥٫٦ + ٧٫٨ = ٤٣٫٤ • والشكل (٤ ــ ١٣) يعطى الخريطةالوراثية التىشكلت من هذه البيانات ، فالمسافة الكلية بين v , bm هى ٦٥٫٧ حيث انه يمكن جمع الوحدات الخريطية تسلسليا للدلالة على المسافة الوراثية •

ومن ثم نضيف كلمة تفسيرية أخرى فيما يتعلق بهذه الخريطة • يبعد الجين bm مسافة ٢٢٫٣ « وحدة خريطية » عن pr (اتفق عرفيا على تعريف الوحدة الخريطية على أنها المسافة الطولية على الكروموسوم التى يحدث على مداها عبور واحد فى المتوسط فى كل مائة جاميطة) • وفى تجربة الذرة التى وصفت أعلاه أظهر ٢٢٫٣ من كل ١٠٠ جاميطة عبورا فى المسافة بين

pr , bm فنسب العبور مترادفة مع الوحدات الخريطية ويمكن تبادل استعمالها على شرط أن يؤخذ فى الاعتبار العبور المزدوج • وتفسير نسبة العبور على المستوى السيتولوجى بما يقابلهما من نسبة للكيازما ، يعنى أن فى كل مائة خلية ميوزية تظهر ٤٤٫٦ منهـا كيازما بين نظيرى الكروموســوم الخامس فى المسافة بين pr , bm •



شكل ٤ ــ ١٤ : خرائط الارتباط لكروموسومات المجموعة الاحادية الأربعة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • تشير الأرقام الى المسافات الخريطية من الطرف الأيسر لكل كروموسوم كمـــا حسبت من النسبة المئوية للاتحادات الجديدة •

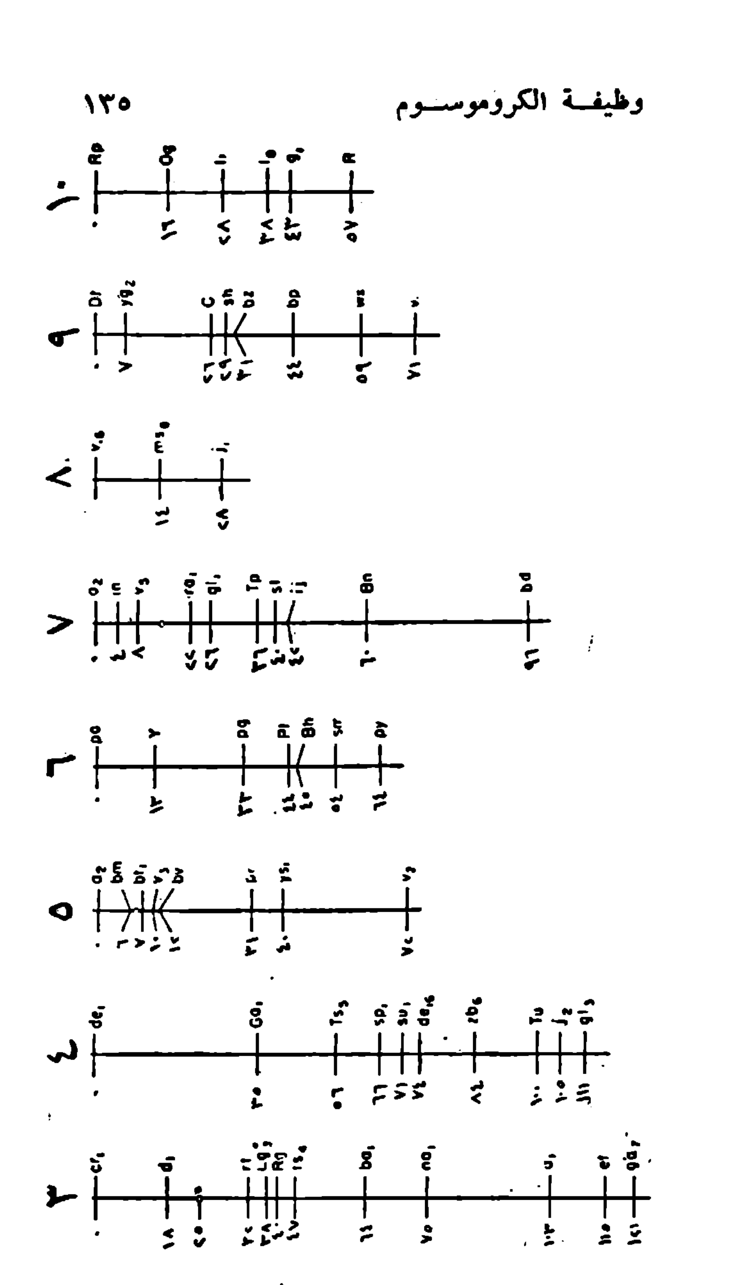
وبتراكم البيانات الوراثية عن نسب العبور أمكن تشكيل خرائط وراثية اوكروموسومية حدد فيها بكل دقة الترتيب التسلسلى للجينات والأبعـــاد الوراثية بينها • ومبين بالشكلين ٤ ــ ١٤ و ٤ ــ ١٥ الخرائط الوراثيـــة للدروسوفلا ميلانوجاستر والذرة ، على الترتيب • وبالاضــافة الى أســم الطافر ورمزه المختصر يشار الى كل جين أو موقع بعدد نحصل عليه من جمع كل قيم العبور المعروفة فى المسافات التى على يساره . فالجين غير « منتظم العديســات » (fa) مثــلا عــلى الكروموســوم X فى الدروســوفلا ميلانوجاستر يقع عند الموقع ٣٫٠ وحيث أن أصــفر y يقع فى أقصى

الطرف الى اليسار من الكروموسوم X فقد أعطى الرقم (٠ر٠) وحيث انه بين اصفـر (y) وأبيـض (w) نسـبة عبـور ٥ر١ ثـم بـين أبيـض w وغير منتظـم العديسات fa عبورا بنسـبة مماثلة وعلى ذلك فان غير منتظم العديسات fa يقع على بعد ٣ وحدات خريطية من النهاية اليسرى للكروموسوم X ٠

وبالطبع لا يتيسر وضع تخطيط خريطى الا لمناطق الكروموسومات التى بها جينات طافرة يمكن ادراكها ٠ كما أنه قد وجد أنه كلما قصر البعـد الخريطى بين جينين زادت الدقة التى يمكن بها تحديد موضعهما ٠ ويرجع السبب فى ذلك الى الحقيقة فى أنه اذا زاد البعد بين الجينين أكثر من ١٠ ــ ٢٠ وحدة خريطية ، فان العبور المزدوج يكون محتمل الوقوع ، الأمر الذى يؤدى الى اعطاء نسب عبور خاطئة حتما اذا لم يؤخذ فى الاعتبـار العبـور المزدوج ٠ وعلى ذلك فانه يمكن باضافة المسافات القصيرة المتتابعة وضـع خريطة للكروموسوم أكثر دقة من وضعها عن طريق استخدام جينات تفصلها أبعاد واسعة على الكروموسوم ٠ ومن المهم فى هذه الناحية مقارنة الخرائط الوراثية للدروسوفلا ميلانوجاستر لسنة ١٩١٥ بخرائط الوقت الحاضر ٠ وبسبب أن اكتشـاف الجينـات الطـافرة فى الكروموسـوم X أسهل منها فى الأتوسومات فان الحد الاعلى للطول الوراثى للكروموسـوم X قـد تحدد بسرعة ولم يزد سوى ٥ر٠ وحدة أضيفت الى طوله منذ ١٩١٥ (٥ر٦٥ سنة ١٩١٥ فى مقابل ٠ر٦٦ الآن) ٠ فى حـين أن الكروموسـوم الثانى قد زاد طوله الخريطى من ٩ر٩١ الى ٠ر١٠٧ كما أعطى لكثير من الجينـات مثل أسود (b) وقرمزى (pr) وفرميليون ومنحنى الجناح أرقام جديدة حيث قد اكتشفت جينات اضافية ضمت الى هذه المجموعة الارتباطية ٠

التداخل

اذا فرض أن ثلاثة جينات a - b , b - c مرتبطة وبالترتيب المذكورعلى كروموسوم معين فانه من الممكن نظريا التنبؤ بنسبة العبـور المزدوج اذا عرف الطول الخريطى للمسافتين a - b , b - c فاذا فرضنا أن طول المسافة a - b هـو ١٠ وحدات خريطيـة وطـول المسافة b - c هو ١٥ وحدة خريطية ، فان نسبة العبور المزدوج هى عبارة عن الاحتمال لحدوث عبور مفرد



شكل ٤ — ١٥ : خرائط الارتباط لكروموسومات المجموعة الاحادية العشرة فى الذرة ، وقد أشير الى السنترومرات بدوائر فقط فى الحالات التى عرفت فيها على وجه التأكيد ، والجينات الموسومة بنجمة تحديد مواقعها تقريبى .

فى نفس الوقت فى كل من المنطقتين · وهذا الاحتمال يساوى ١٠٪ × ١٥٪ أى ٥ر١٪ وذلك على فرض أن كلا من العبورين المفردين لا يؤثر أحدهما على الآخر أى ان حدوث كل منهما مستقل عن الآخر ·

الا أن دراسات العبور كشفت عن أن العبور فى المناطق المتجاورة لا يحدث الواحد منها مستقلا عن الآخرين وأن العبور الذى يحدث مثلا فى المسافة a - b يميل الى كبت العبورات التى تحدث فى المنطقة b ، ومن أجل هذا تكون النتيجة اقلال نسبة العبور المزدوج وقد سمى مولر هذه الظاهرة ، وهو أول من اكتشفها ، «بالتداخل» · ويمكن تعريف التداخل على أنه «ميل كل عبور الى التأثير بالاقلال فى حدوث عبور آخر فى جيرته » · ويزداد التداخل شدة كلما ازداد قصر المسافات بين الجينات المتتابعة · وتتناقص شدته كلما ازداد طول هذه المسافات · والمثلان التاليان يوضحان هذا الأثر ·

تقع الجينات أصفر (y) وأبيض (w) وملتقى عروق ثنائى (bi) على الكروموسوم فى الدروسوفلا ميلانوجاستر فى الموقع ٠ر٠ ثم ٥ر١ ثم ٩ر٦ على الترتيب وعلى ذلك تكون المسافة y - w ٥ر١ وحدة ، والمسافة y - b ٤ر٥ وحدة ، وعند دراسة هذه الجينات الثلاثة فى تلقيح النقط الثلاث لا نجد أفرادا تمثل العبور المزدوج فى نسل التلقيح الاختبارى ونجد أفرادا تمثل فقط العبور المفرد فى المسافة y - w أو المسافة y - bi. وصحيح طبعا أن نسبة العبور المزدوج تكون منخفضة جدا عند اعتبار مثل هذه المسافات القصيرة ، غير أنه اذا ربينا نسلا كبيرا فانه يمكن اكتشافها · ويدل عدم الحصول على شىء منها على الحقيقة بأن التداخل تام · وقد أظهرت الخبرة أن التداخل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يكون تاما داخل المسافات الخريطية التى بطول ١٠ وحدات أو أقل فى نفس الذراع ، وأن تأثيره يختفى عندما يصل طول المسافات الى ٤٥ وحدة أو أكثر · كما أنه لا يوجد تداخل عبر السنترومير · فكل من ذراعى الكروموسوم مستقل عن الآخر فيما يتعلق بهذه الظاهرة ·

وتوضح بيانات العبور التى سبق ذكرها فى الذرة ، التداخل الجزئى · فالبعدان الخريطيان للمسافتين pr - v , bm - pr هما ٣ر٢٢ و ٤ر٤٣ وحدة على الترتيب · فتكون النسبة المتوقعة للعبور المزدوج ، على أساس الحدوث المستقل هى ٧ر٩٪ أى ٣ر٢٢٪ × ٤ر٤٣٪ · غير أن ٨ر٧٪ فقط من العبور

المزدوج هى النسبة التى ظهرت فى نسل التلقيح الاختبارى · ولكى يعبر عن درجة التداخل وضع مولر الاصطلاح « التوافق » وهو مقياس عكسى للتداخل. فمعامل التوافق وهو يساوى واحد ناقص التداخل (وذلك فى حالة التعبير عن الأخير بكسر عشرى) يمكن حسابه بقسمة النسبة الواقعية للعبور المزدوج على النسبة النظرية (المتوقعة) · وفى التجربة السالفة يكون

معامل التوافق = $\frac{٨ر٧}{٦ر٧}$ = ٨٠٤ر٠ وعليهفقد ظهر ٤ر٨٠٪ فقط من العبور المزدوج المتوقع مما يدل على وجود تداخل جزئى قيمته ٦ر١٩٪ ·

البراهين السيتولوجية للعبور

حيث ان الجيناتِ توجد فى الكروموسومات فان الأوجه المختلفة المتعلقة بالترتيب الجينى والعبور لابد وأن تنعكس صورها المادية فى تركيب وسلوك الكروموسومات · وستبحث بعض هذه الأوجه بالتفصيل فى أبواب قادمة ، والبعض الآخر مما يعتبر ضروريا لفهم الأساس الكروموسومى للوراثة سنتناوله فى هذا الجزء من الباب ·

ونعدد هنا الحقائق التى أرسيت عن طريق التدليل الوراثى والتى يمكن أن تتصل الى حد ما بالكروموسومات نفسها وهى : (١) الترتيب الطولى للجينات · (٢) الارتباط التام فى بعض صور الكائنات مثل الذكور فى أنواع الدروسوفلا · (٣) الارتباط الجزئى أو العبور بين الكروموسومات النظيرة · (٤) تحديد العبور بين أى جينين بنسبة ٥٠٪ · (٥) التداخل ·

التميز الطولى للكروموسوم

الحقيقة فى أن الدليل الوراثى يبين أن الجينات تترتب تسلسليا فى الكروموسومات لا تستدعى أن تتضمن أن الكروموسومات يجب أن تعرض تميزا طوليا مماثلا ذا طبيعة مورفولوجية مرئية · فالجينات ذات أبعاد تحت مجهرية وليس هناك ما يؤكد أنها يوما ستعرف كوحدات مميزة مورفولوجية وذلك حتى باستخدام أعظم قوى الاظهار للمجهر الالكترونى ·

الا أن الكروموسومات تحتوى على فروق مورفولوجية ثابتة من حيث الموضع والحجم وتستخدم هذه الفروق كعلامات مميزة يمكن بوساطتها تعريف أجزاء الكروموسوم الفردى بكل ثقة • ومع أن هذا الموضوع سنبحثه بافاضة فيما بعد ، فان الترتيب الطولى لمناطق مميزة يمكن أن ترى فى أحسن صورها فى طراز التقليم الذى تعرضه الكروموسومات العملاقية فى الغدد اللعابية لبعض الأنواع المعينة من ذات الجناحين ، والتى تتضمن الأنواع التى فى الجنس دروسوفلا (انظر الباب ٥) • كما أمكن أيضا ، باستعمال الوسائل المناسبة ، بيان أن بعض الجينات المعينة يرتبط ببعض الشرائط (أو الأقراص) المعينة المميزة بوضوح • ويمكن من هذا الحكم بأن الاعتقاد الوراثى بثبات ترتيب الجينات فى نمط تسلسلى يتأيد بوجود مميزات مورفولوجية للكروموسومات •

الأساس السيتولوجي للارتباط التام

يعتبر ذكر الدروسوفلا وأنثى دودة الحرير أمثلة للكائنات التى لا يقع بخلاياها الميوزية عبور وكلاهما مختلف الجاميطات أى ان كلا منهما ينتج نوعين من الجاميطات ، اسبرمات تحمل X أو Y فى حالة ذكر الدروسوفلا ، وبيضات تحمل X أو Y فى حالة أنثى دودة الحرير (يشار غالبا الى الكروموسومين Y , X فىالأنواع التى فيها الأنثى مختلفة الجاميطات بالكروموسومين W , Z على الترتيب) •

ويمكن بسهولة تعليل عدم حدوث عبور بين الكروموسين Y , X حيث ان هذين الكروموسومين فى الدروسوفلا متناظران جزئياً فقط ممايجعل الفرصة للتزاوج بين النظيرين ، والذى يسبق العبور ، ضئيلة أو معدومة • ولكن لابد أن نجد أساسا آخر لتعليل عدم حدوث العبور بين الاوتوسومات ونحن نعرف أن كروموسومى كل منها نظيران • والتعليل العادى هو فرض عدم تكوين كيازمات بين الأزواج المتناظرة فى الخلايا الأمية للاسبرمات ، ولكن من جهة أخرى قد دلت الدراسات السيتولوجية للخلايا الأمية للاسبرمات فى الدروسوفلا ميلانوجاستر على وجود كيازمات تصل الكروموسومات النظيرة للاتوسومات فى الدور الاستوائى (كوبر ١٩٤٩) • وذلك يعنى شيئا من اثنين ، اما أن الكيازمات ليست جميعا تتصل بالعبور

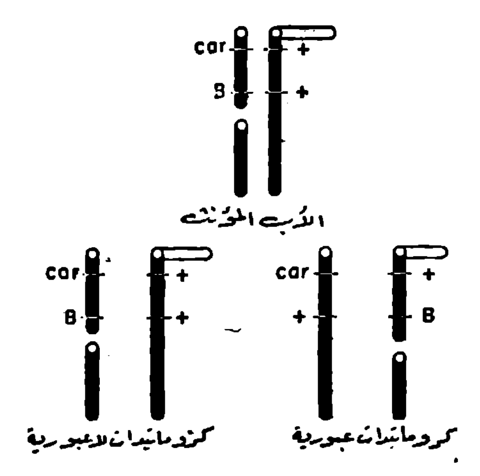
واما أن هناك ظروفا أخرى للتزاوج يمكن أن تعطى تشكيلات كروموسومية تشبه الكيازما • وسيبحث هذا الموضوع الهام الذى يتصل مباشرة بنظـام حدوث العبور بتحقيق تام فى الباب الثامن •

الاساس السيتولوجي للعبور

بحثنا من قبل فى هذا الباب الأساس السيتولوجى للعبور ، وقد أشرنا الى أن الكيازما التى تبـدأ رؤيتها فى أوائل الدور الانفـراجى تعـد وسـيلة سهلة لانتقال الجينات من أحد الكروموسومين النظيرين الى الآخر • فعن طريق حدوث تبادل بين المادة الكروماتينية تنتقل جميع الجينات المستطرفة للكيازما تبادليا بين الكروماتيدات غير الشقيقة ومن ذلك يظهر أن العبور لا يشمل جينات مفردة بل كتلا من الجينات • وقد تأكدت صحة هذا الفرض الوراثى عن طريق استخدام كروموسومات نظيرة غير متكافئة الشكل تسمح بربط السلوك الكروموسومى بفصم الارتباط نتيجة للعبور • وقد هيأ سترن (١٩٣١) مستعملا الدروسوفلا ميلانوجاستر وماكلنتوك وكرايتون (١٩٣١) مستعملين الذرة البرهان التجريبى لذلك •

ومبين بالشكل (٤ ـ ١٦) تجربة سترن ، فالأب المذكر فى تلقيحـه التجريبى يحمل هيئة كروموسـومية عادية والكروموسوم X الذى بهـا موسوم بالجين المتنحى للون العين القرنفلى (car) والأليل العادى B_+ للجين السائد عودى (B) الذى يتسبب فى ضيق العين • أما الأنثى فقد أخذت من تلقيح بين سلالتين ، احداهما تحتوى كروموسوم X متصلا بطرفه جزء كبير من الكروموســوم Y (انتقـال) • ويحمل كروموسوم X المتغير الأليلـين العـاديين لقرنفـل Car_+ وعـودى B_+ • وفى السـلالة الأخرى يوجد كروموسوم X منقسم الى جزءين منفصلين ويحمل الجزء الذى به السنترومير الجينين B , car فى حين أن الجزء الآخر قد انتقل الى الكروموسوم الرابع الصغير والأفراد فى كلتا السلالتين تامة الحيوية • وعند تهجينها تعطى اناثا خليطة للموقعين المذكورين ، وتحتوى كذلك على نوعين من الكروموسوم X يمكن تمييز كل منهما مورفولوجيا عن الآخر وكذلك عن كروموسوم X العادى ، الذى تستمده اناث الجيل الأول من الأب •

ويمكن أن تعطى الأم الخليطة بيضات عبورية وأخرى لا عبورية واذا



شكل ٤ ـ ١٦ : بيان تخطيطي للنموذج الذى اتبعه سترن (١٩٣١)ليبين ان العبور يشمل تبادلا للكروماتين بين كروموسومين نظيرين • ففى الأب المؤنث مثل أحد كروموسومى X بقطعتين منفصمتين • القطعة العليا تحمل السنترومير الخاص بها (الدائرة غير المطموسة) والقطعة السفلى تحمل سنترومير الكروموسوم الرابع نتيجة الانتقال وكروموسوم X الآخر فى الاب المؤنث يمكن أيضا تمييزه من الحقيقة بانه يحمل ذراعا من الكروموسوم Y (تخطيط خارجى بالرسم) بالجزء الأسفل مبين الكروماتيدات اللاعبورية والتركيب الوراثى لكل منها •

ما أخصبت باسبرمات بها الكروموسوم X الذى يحمل الجينين المتنحيين car و $^{B}_{+}$ يتكون أربعة طرز من الاناث فى النسل (وقد أهملت الذكور) • فالطرازان اللاعبوريان يكونان مظهريا طرازا قرنفليا عوديا وطرازا بريا على الترتيب • وطبقا للتحليل السيتولوجى يجب أن يحتوى الطراز الأول على نصفى الكروموسوم X والثانى على الكروموسوم X المتصل به جزء من الكروموسوم Y • وبالطبع يجب ، الى جانب ذلك ، أن يحتوى كلاهما على كروموسوم X عادى ، ويكون الطرازان العبوريان قرنفليا مستديرا أو أحمر عوديا • ويجب أن يحتوى الأول على كروموسومين X عاديى الشكل وأن يحتوى الثانى على كروموسوم X عادى الى جانب نصفى الكروموسوم X ويتصل بأحد النصفين جزء الكروموسوم Y . وقد قام سترن بدراسة ٣٦٤ من اناث الجيل الأول العبورية واللاعبورية • وفيها جميعا ما عدا خمسا (لم تفسر) . وجد توافق تام بين الحقائق الوراثية والسيتولوجية •

فالعبور ، على هذا الأساس ، يصحبه تبادل بين المادة الكروماتينية ولكن هل تعتبر جميع الكيازمات نتيجة سيتولوجية للعبور ؟ وتنبىء الدراسات السيتولوجية التى أجريت على الكروموسوم التاسع فى الذرة (بيدل ١٩٣٢) بالرد على السؤال بالايجاب والتى بين فيها أن منطقة ، يعرف أنها تعطى عبورا مقداره ١٢٪ ، وجد أنها تعرض نسبة لتكوين الكيازمات تعادل ٢٠٪ • وهذا توافق جيد مع النسبة المتوقعة ٢٤٪ والمحسوبة على أساس أن تكوين الكيازمات بنسبة ١٠٠٪ يقابله نسبة للعبور ٥٠٪ • وكثيرا ما تذكرهذه البيانات على أنها دليل حاسم يؤيد النظرية بأن الكيازمات تمثل العبور فقط ولكن نظرا لعدم التحقق من مواقع الكيازمات فى الذرة بالنسبة للمناطق المحددة تماما • وكذلك بالنسبة الى ما وجد فى ذكور الدروسوفلافيمايتعلق بتكوين الكيازمات دون حدوث عبور (كوبر ١٩٤٩) ، فانه لا يمكن اعتبار الموضوع قد حل حلا مرضيا • الا أن الدراسة المستفيضة التى أجراها براون وزوهارى (١٩٥٥) فى ليليم فورموزانم تؤيد الرأى بأن علاقة الكيازما بالعبور هى النسبة ١ : ١ وذلك حتى مع تغيير الظروف البيئية والسيتولوجية الى حد كبير •

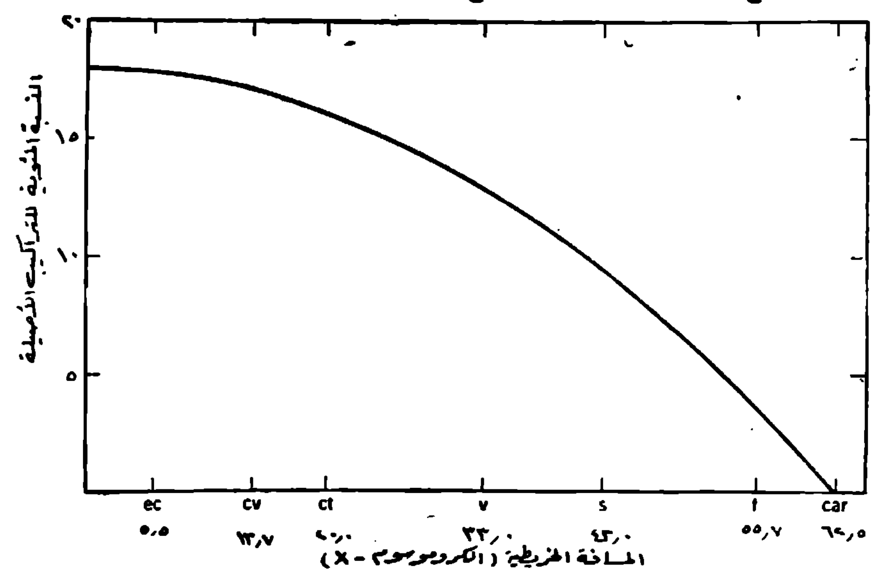
برهان لاثبات أن العبور يقع بين اثنين فقط من الكروماتيدات الأربع

تنبىء المشاهدات التى تدل على أن نسبة العبور بين أى جينين نادرا ما تزيد عن ٥٠٪ بغض النظر عن البعد بينهما بأن العبور يشمل كروماتيدتين فقط من الكروماتيدات الأربع (الحالات الشاذة التى يزيد العبور فيها عن ٥٠٪ ستبحث فى الباب الثامن) • وقد أقام اندرسون (١٩٢٥) البرهان على ذلك عن طريق استعمال سلالة من الدروسوفلا ملتحمة الكروموسومين X . والاناث فى هـذه السـلالة بالتركيب $\widehat{XX}Y$ كمـا هـو مبين بالشـكل (٤ ــ ١٠) • وباستعمال وسائل مناسبة أمكن الحصول على اناث خليطة لجينات معينة خاصة بالكروموسوم X وعند تلقيح هذه الاناث الى أى ذكر نجد أن نسبة مئوية معينة من النسل تكون متنحية أصيلة وتتوقف هـذه النسبة على موقع الجين على الكروموسوم (شكل ٤ ــ ١٧) فكان حوالى ٢٠٪ من النسل الناتج من أنثى $\widehat{XX}$ خليطة للجين أصفر y مثـلا أصيلة للجين المتنحى ، ويكون ٨٠٪ بالطراز البرى • ولكن يمكن باستمرار التربية بيان أن الربع (٢٠٪ من المجموع الكلى) أصيل الطراز البرى والباقى خليط للأصفر • وانه ليتعذر تفسير هذه النتائج على أساس آخر سوى أن

العبور يجرى عندما تكون الخيوط رباعية وأنه يقع بين اثنتين فقط من الكروماتيدات الأربع • وتدعم هذا الاستخلاص أيضا المشاهدات السيتولوجية التى تبين أن الكيازما فى الدور الانفراجى المبكر تشمل اثنتين فقط من الكروماتيدات الأربع •

الكيازمات والتداخل

تدل ظاهرة التداخل على وجود حد أدنى لطول الجزء من الكروموسوم الذى يمتنع فيه حدوث عبور مزدوج •



شكل ٤ ـ ١٧ : النسبة المئوية لحدوث التماثل للاليلين المتنحيين فى نسل أمهات منتحمة للكروموسومين X كانت خليطة للأليلين •

وهــذه المسافة فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر تشمل ١٠ وحدات خريطية تقريبا • كما يختفى التداخل تماما اذا زادت المسافة على ٤٥ وحدة خريطية • ويبدو أن هناك طولا متوسطا من الكروماتين يفصل أى عبورين • ونحصل على صورة مشابهة عند دراسة توزيع الكيازمات التى تقع بين الكروموسومات المتناظرة ، فاننا نجد أن الكيازمات فى حالة وجود أكثر من كيازما فى الوحدة الثنائية تتوزع على طول الوحدة الثنائية ولم تظهر فى أية حالة من الحالات أنها تتزاحم • وعلى هذا فان البيانات السيتولوجية تتفق من هذه الوجهة مع الرأى الوراثى عن التداخل •

الباب الخامس

التركيب البنائى للكروموسوم

أهمية الكروموسوم فى الوراثة جعلت البحث عن المعلومات التفصيلية الخاصة بتركيبه البنائى وسلوكه من الأمور الحتمية • وحتى مع غض النظر عن أى اعتبارات وراثية ، فان الصورة المرئية والمناورات المعقدة للكروموسوم أثناء الانقسام الخلوى قد أبرزت موضوعات عديدة شائقة ذات أهمية أصيلة• ونتيجة لذلك أصبح الكروموسوم ، دون شك ، أكثر المكونات التركيبية فى الخلية التى فحصت بدقة • غير انه بالرغم من هذا الالتفات الذى ركز على الكروموسوم فان كثيرا من الأسئلة مازالت دون جواب • ومن بينهـــا أسئلة تتعلق بتركيبه البنائى وفسيولوجيته وميكانيكيته وهى أسئلة لابد من الاجابة عليها قبل أن نفهم وظيفة الكروموسوم وأهميته الكاملة فى أيض الخلية فضلا عن دوره الخاص فى الوراثة •

ولذا فانه مما يستحق التنويه به ، أنه فى السنين الاخيرة أخذ علماء الكيمياء والفيزياء فى الاهتمام بدرجة كبيرة بالموضوعات السيتولوجية • واذا كانت النتائج التى حصلنا عليها بالفعل تمثل ما يمكن أن نحصل عليه عن طريق الوسائل الكيميائية الحيوية والكيميائية الفيزيائية فانه يمكن التنبؤ فى ثقة أن المستقبل سيكشف كثيرا من الأشياء الهامة ولربما كما ذكر شريدر (١٩٤٨) تكون بدء عهد جديد للتفكير البيولوجى •

فالمفروض أن الخلية والكروموسوم هى أنظمة تحكمها قوانين الفيزياء والكيمياء ، وأن الاجسام المجهرية المرئية وتحركات المكونات الخلوية ما هى الا شواهد ذات مستوى أعلى من التشكيلات والقوى والتفاعلات الجزيئية • غير أن هذه الاعتبارات لا تقلل بحال من الأحوال من أهمية الدراسات المورفولوجية حيث انها تهيىء الأساس الذى يجب أن تستند اليه أى تفاصيل تحت مجهرية التركيب البنائي والوظيفة •

وعند مناقشة الوصف المورفولوجى للكروموسوم فاننا سنشير أساسيا الى المعلومات التى حصلت عن طريق المجهر الضوئى الذى يعتبر أساسيا فى يد باحث السيتولوجيا أداة وصفية ٠ أما التركيب البنائى الكيميائى فسيناقش فى باب قادم ٠

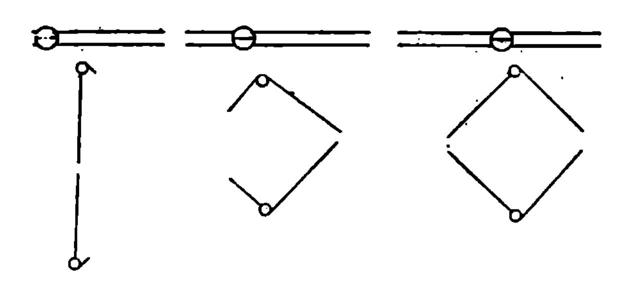
المورفولوجيا العامة للكروموسوم

شكل الكروموسوم

من المعتاد أن تقارن أشكال الكروموسومات عن طريق وصفها الخارجى كما ترى فى الدور الاستوائى أو الدور الانفصالى ٠ وفى هذين الدورين تكون الكروموسومات قد وصلت الى أقصى درجة لها فى الانكماش وتتخذ طولا يبقى تحت الظروف البيئية العادية ثابتا من خلية الى أخرى بدرجة ملحوظة وكذلك فان المميزات الشكلية تبقى ثابتة بنفس الدرجة مما جعلها تستخدم فى تمييز الكروموسومات المختلفة داخل الأنواع وبينها ٠

ويتعين شكل الكروموسوم الى درجة كبيرة بطراز وموضع السنترومير وبوجه عام فانه لا يمكن رؤية السنترومير كجسم محدد أثناء الدور الاستوائى للانقسام الميتوزى ولكن يتسبب عن التركيب البنائى لها اختناق فى الكروموسوم وقد يقع هذا الاختناق فى موضع طرفى أو طريفى أو متوسط مما ينشأ عنه أن يتخذ الكروموسوم فى الدور الانفصالى أثناء ذهابه الى القطب ، شكلا عصويا أو كالحرف J أو كالحرف V (شكل ٥ ــ ١) ٠ وتعرف كروموسومات حلقية فى الدروسوفلا والذرة ولكنها تعتبر كطراز شاذ ، والمفروض أنها لا يستمر بقاؤها فى الطبيعة دون حد ، بسبب التغيرات التى تجرى بها نتيجة لتضاعفها الشاذ ٠ وقد أمكن الاحتفاظ فى المعمل ببعض السلالات من الدروسوفلا ميلانوجاستر ، الثابتة الى درجة معقولة والتى تحتوى على كروموسوم X حلقى ٠ ولكن فى الذرة حيث قد درس سلوك الكروموسومات الحلقية دراسة وافية (ماكلنتوك ١٩٣٢ و ١٩٣٨ وشوارتز ١٩٢٣) فان الحلقات تغير حجمها فى الانقسامات فى كل من الأنسجة الجسمية والتوالدية ، كما أنها تفقد غالبا ٠ وفى الحالات التى تحمل فيها هذه

الكروموسومات جينات واسعة من النوع الذى يتسبب فى تغيير المظهر فى حالة فقده فانه يمكن تتبع سلوك هذه الكروموسومات بوسائل وراثية الى جانب الوسائل السيتولوجية ٠



شكل ٥ ـ ١ : تمثيل تخطيطى للكروموسومات من شكل (J , V , I) كما تبدو فى الدور الاستوائى والدور الانفصالى للانقسام الميتوزى ٠

ورغم أنه من المعتاد اعتبار الكروموسومات العصوية الشكل ، كالتى نجدها فى بعض أنواع النطاط ، على أنها تحمل سنتروميرا طرفيا ، فان هناك دواعى قوية للاعتقاد بأن معظم الكروموسومات العادية ذات الشكل العصوى ذات ذراعين حيث تكون الذراع القصيرة ضئيلة جدا ٠ والمعروف أن هـذا صحيح بالنسبة للكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر الذى ظل وقتا طويلا يظن انه طرفى السنترومير أى انه يملك سنتروميرا طرفيا ٠ والمعتقد أن الكروموسومات الطرفية السنترومير التى تنشأ من الانقسام العرضى للسنترومير تكون غير مستقرة نظرا للطريقة الشاذة التى ينقسم بها السنترومير ٠ وقد أطلق دارلنجتون (١٩٣٩ ، ١٩٤٠) عليها اسم « الانقسام الخاطىء للسنترومير » وهى عملية تؤدى الى تكوين كروموسوم متماثل الذراعين أى ان ذراعيه تكونان متساويتين ومتماثلتين وراثيا ٠ وقد درست حالة فى الذرة من هذا النوع دراسة مستفيضة (رودز ١٩٣٦ و ١٩٤٠) كان فيها الكروموسوم الطرفى السنترومير هو الكروموسوم الخامس موجودا بحالة اضافية الى جانب الهيئة الكروموسومية العادية ٠ وهـذا الكروموسوم الذى يتكون فقط من الذراع القصيرة تجرى به تغيرات تركيبية كما يفقد فى خلايا الأنسجة الجسمية ٠ أما فى الأنسجة التوالدية فـان الكروموسومات الشاذة قد تدرك على أنها كروموسومات متماثلة الذراعين استنادا الى الحقيقة فى أن ذراعيه تتزاوج كل منها مع الأخرى ٠ وتميل مثل

هذه الكروموسومات تحت الظروف الطبيعية الى الاندثار بسبب سلوكها الشاذ فى الانقسام الميتوزى وفى الانقسام الميوزى ·

غير أن كليفلند قد بين بجلاء (١٩٤٩) أن الكروموسومات الطرفية السنترومير توجد طبيعيا فى أنواع معينة من البروتوزوا كاملة الأسواط (شكل ٣ ـ ٣ و ٣ ـ ٤) · ومن الممكن أن يعزى استقرارها غير المشكوك فيه الى اتصالها المستمر تقريبا بالسنتريولات · فاذا كانت هذه الكروموسومات تكاثر نفسها طبيعيا عندما تكون متصلة بالسنتريولات ، وهى حالة غير موجودة فى الكائنات الأخرى التى تتصل فيها الكروموسومات بالمغـــزل فى الدورين الاستوائى والانفصالى فقط ، فان هذا يدل على وجود وسيلة يمكنها أن تمنع حدوث الانقسام الخاطىء للسنترومير ·حيث أن مســتوى انقسام السنترومير يجب أن يتبع دائما مستوى انقسام السنتريولات التى استطالت ·

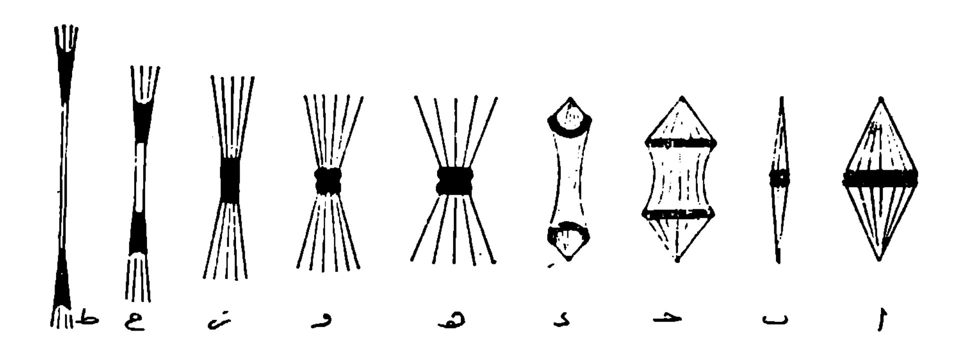
والكروموسومات الصغيرة جدا ، التى يتراوح طولها من ١ ــ ٢ميكرون قد تظهر مستطيلة فى الأدوار الاستوائية للانقسام الميتوزى وبها اختنــاق سنتروميرى واضح ولكنها تبدو كنقط فى الخلايا الميوزية · ويمكن افتراض أن الانكماش فى هذه الكروموسومات يصل الى درجة كبيرة مما يتســبب عنه اختفاء السنترومير فى جسم الكروموسوم وهكذا تحجب تفاصيل تظهر فى الكروموسومات الأكبر من ذلك ·

وليست جميع السنتروميرات أجساما كالنقط الدبوسية دقيقة التحديد على الكروموسومات وسنتناول هذا فى تفصيل أوسع فيما بعد · ولكن فيما يتعلق بشكل الكروموسوم فانه يجب أن نشير الى أن ما نسميه السنترومير المنتشر يضفى خصائص معينة على الكروموسوم ·

فالكروموسومات ، فى حشرات رتبة نصفية الجناح (شريدر ١٩٥٣ وهيوز ــ شريدر ١٩٤٩ وهيوز وريز ١٩٤١) وفى نبات اللّيزيولا (ماليروس ودى كاسترو وكامارا ١٩٤٧ ، استرجرن ١٩٤٩ ، وبراون ١٩٥٤) بدلا من أن تتصل بالمغزل فى نقطة معينة كما هو المعتاد فانها تتصل به على مدى طولها · وعلى هذا فان كل كروموسوم يأخذ شكلا عصويا وبدلا من أن يكون محوره الطولى عند ذهابه للقطب موازيا للمحور الطولى للمغزل فانه يتحرك بحيث تكون الكروماتيدتان الشقيقتان متوازيتين (شكل ٥ ــ ٢) · وعلى

ذلك فان النشاط السنتروميرى يكون موزعا على سطح الكروموسوم وتبطل منفعته فى تقسيم الكروموسوم الى ذراعين متميزتين ٠

والى جانب الاختناق الأولى الذى ينشأ عن السنترومير المحـــدد فان الاختناقات الثانوية تهيىء علامات مميزة ثابتة ٠ وعند وقوعها فى الجزء الطرفى للذراع فانها تقتطع جزءا من نهايته يبقى متصلا بالجسم الرئيسى للكروموسوم بخيط كروماتينى رفيع (شكل ٥ ــ ٣) ٠ وقد سميت هذه الأجسام الطرفية بالدالية أو التابع ويشار عادة الى الكروموسومات التى تحملها بالاصــطلاح SAT - chromosomes ومـمـا يجــب ذكــره أن العــلاقة الظـاهرة بــين satellite , SAT بينمــا أنها مفيــدة فانهــا جـاءت بمجـــرد الحظ ٠

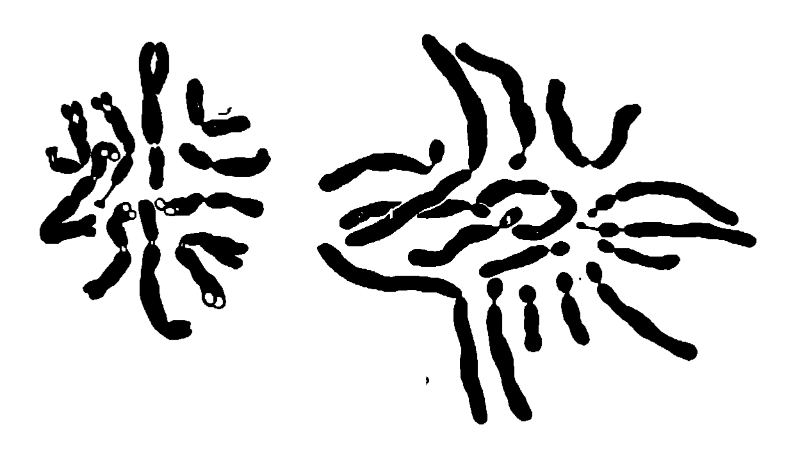


شكل ٥ ــ ٢ : بيان تخطيطى للانقسامين الميتوزى والميوزى من الطراز الكوكسيدى مبينا سلوك كروموســوم ذى ســنترومير منتشر (أ) منظــر جانبى لكروموسوم ميتــوزى فى الدور الاستوائى حيث تنشأ الياف المغزل على المدى الكامل لسطحه ٠ (ب) نفس الكروموسوم من منظر طرفى ٠ (جـ) دور انفصالى ميتوزى مبينا الانفصال المتوازى (د) منظر مرحلة متأخرة من جـ ٠ (هـ) منظر جانبى لكروموسوم ميوزى واحد فى الدور الاستوائى حيث سينقسم انشطاريا ٠(و) نفس الكروموسوم من منظر طرفى ٠ (ز) تكوين غلاف يحيط بالكروموسوم والياف المغـــزل ويحجبهما ٠ (ح) و (ط) الدور الانفصالى الميوزى ، مبكر ومتأخر ويلاحظ أن الغمد يضغط بشدة على الكروموسوم مما يجعل المغزل الميوزى أضيق كثيرا من المغزل الميتوزى ٠

فالاصطلاح الوصفى اقترحه هايتز لأن منطقة الاختناق التى تفصل التابع عن باقى الكروموسوم وجدت خالية من الحامض النووى الثيمى وترتبط غالبا الاختناقات الثانوية بتكوين النويات كما سنبحثه فيما بعد ٠

حجم الكروموسوم

ان حجم الكروموسومات كما يتحدد من أشكالها فى الدور الاستوائى خاصية ثابتة نسبيا داخل النوع وهذا بالرغم من احتمال اكتشاف بعض التباين فى الحجم بين كروموسومات الأنسجة المختلفة حتى فى داخل الكائن الواحد • ويتباين قطر الكروموسوم مع طوله عكسيا ، فيصبح الكروموسوم أكثر سمكا كلما ازداد انكماشا •



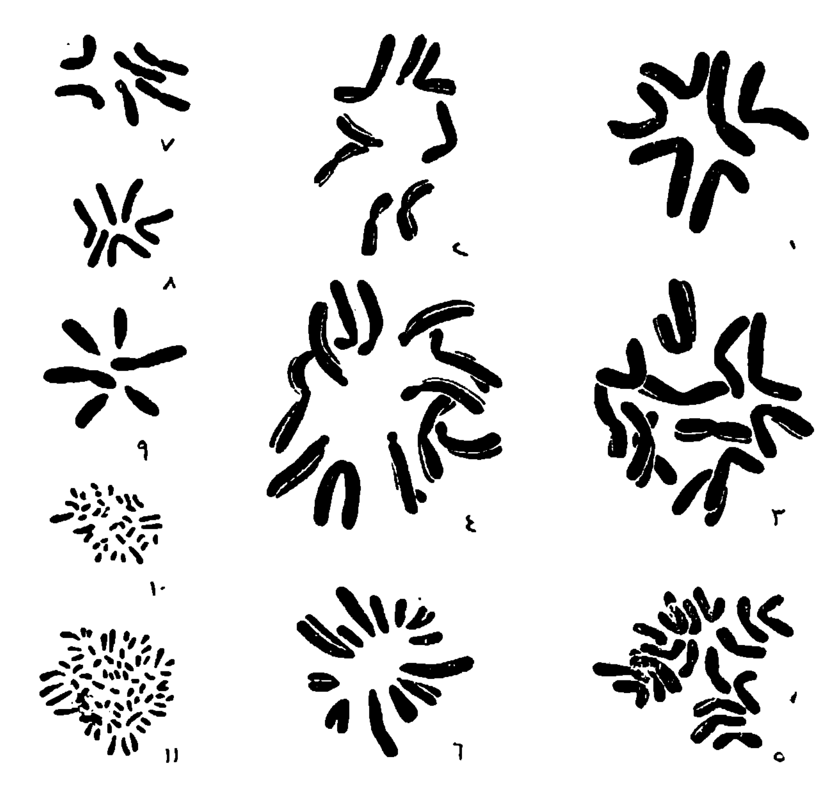
شكل ٥ ــ ٣ : الدور الاستوائى الميتوزى فى الاطراف الجذرية لنبات بوليا سناب أمبلاتا (الى اليسار) ونبات كاميليا زانونيا (الى اليمين) يظهر بكل منهما زوج من الكروموسومات ذات التابع •

ومما قد يخطر بالفكر أن طول الكروموسوم يتوقف رئيسيا على عدد الجينات التى يحتويها • ولا بأس من هذا الافتراض فهو معقول على أنه تقريب أولى حيث ان الدليل الوراثى المستمد من الدروسوفلا ميلانوجاستر يشير الى أن عدد الجينات فى كل من الكروموسومات الثلاث الرئيسية ــ وهى X و II و III ــ يتناسب تقريبا مع طول كل منها • ولكن من جهة أخرى • فان الكروموسوم Y ــ وهو كما يبدو فى الخلايا الميتوزية أكبر من الكروموسوم X ــ خال من الجينات على المعنى الوراثى المفهوم • غير أنه من المعروف فى هذه الحالة بالذات أن الكروموسوم Y يتكون من نوع من الكروماتين (هتروكروماتين) يكون عادة خاليا من الجينات فلا يهيىء الحجم هنا دليلا ، يعتمد عليه ، عن المحتوى الجينى • ويحوى الكروموسوم X والاتوسومان أيضا هتروكروماتينا الى جوار السنتروميرات ولكن يتكون

معظمها من اليوكروماتين الذى يحتوى على أنواع الجينات التى نكتشفها وندرسها بسهولة ٠

وتوضيح آخر للحقيقة هو أن حجم الكروموسوم ليس دليلا على المحتوى الجينى يتهيأ من المقارنات التى يمكن القيام بها بين الاجناس الشديدة القرابة أو حتى داخل الأنواع ففى العائلة النباتية دروزيراس يمكن أن نجد نتيجة لمقارنة الحجم الكلى للكروموسومات فى الهيئة للأنواع المختلفة نسبة للحجم تصل الى ١٠٠٠ : ١ (بهر ١٩٢٩) فى حين أن الفروق التى تصل الى ٣٠ أو ٤٠ : ١ ليست غير عادية فى عائلات أخرى كما فى العائلة وحيدة الفلقة كوميللينيسى (شكل ٥ ــ ٤) (دارلنجتون ١٩٢٩ و ١٩٣٧ ، اندرسون وساكس ١٩٣٦) ٠ وتظهر فيما بين النباتات الفردية داخل النوع النجيلى لوليم بيرين فروق واضحة فى الحجم (شكل ٩ ــ ٦) مما يترك قليلا من الشك فى وجود تحكم جينى فى حجم الكروموسوم (توماس ١٩٣٦) ٠ومن المحتمل جدا أن تكون الفروق راجعة الى مقدار المادة اللاجينية الموجودة بالكروموسوم وكذلك الى الدرجة التى ينكمش اليها الكروموسوم ٠

ومن الممكن بسهولة احداث تغيرات فى أحجام الكروموسومات داخل النوع الواحد عن طريق عدد من العوامل البيئية ٠ فالخلايا التى تنقسم تحت درجات حرارة منخفضة تكون كروموسوماتها ، بصفة عامة ، أقصر وأكثر انسماجا من كروموسومات الخلايا التى تنقسم على درجات حرارة أعلى ٠ ولا يزال الأمر موضع الاعتبار فيما اذا كان من الممكن ارجاع الفرق كلية الى الانكماش بدرجة أكبر أو الى تكوين كميات أكبر من المادة الكروموسومية ٠ ويميل أيضاً الكولشسين ، وهو عقار قلوى يتداخل فى تكوين المغزل والانقسام الخلوى ، الى تقصير الكروموسومات ولو أنه فى هذه الحالة يبدو أن أكبر قدر من الانكماش انما يرجع الى الامتداد الزائد لفترة الدور التمهيدى الذى تستمر خلاله عملية الانكماش الى درجة أبعد من الحالة العادية التى تصلها عند الدور الاستوائى ٠ وقد بينت ووكر (١٩٣٨) فى الترادسكانتيا أنه عندما يمنع الكولشسين انقسام الخلية نتيجة لمنع تكوين المغزل دون خفض معدل انقسام الكروموسومات ، فان حجم الكروموسومات يأخذ فى التناقص شيئا فشيئا مع تزايد درجة التعدد المجموعى فى الخلية ٠ وربما يمكن تفسير الاختزال فى الحجم الى تناقص ونفاد المواد المتيسرة لتخليق الكروماتين وللتوازى هذه



شكل ٥ ـ ٤ : طرز مجموعية أحادية للكروموسومات من الأنواع الصغيرة لأنواع من العائلة الكوميللينيسية (١) ترادسكانتيا هيوميليس (٢) نوع من الترادسكانتيا (٣) ت • كاناليكيولاتا (٤) ت • روزيا (كوثبرتياجرامينيا) (٥) سيتكريزيابريفيفوليا • (٦) ت • ميكرانثا (٧) ريوديسكولور • (٨) سبايرونيما فراجرنز • (٩) كاليزيا ريبانز • (١٠) ت • جينيكيولاتا (١١) نوع من الترادسكانتيا •

الظاهرة مع المشاهدة المعتادة فى أن الخلايا التى تمر بانتظام فى عمليات انقسام سريعة متتابعة • كما فى المرحلة المبكرة للبلاستيولا فى اللافقريات البحرية ، تميل الى احتواء كروموسومات أصغر من كروموسومات الخلايا التى تمر بفترات بينية طويلة فيما بين الانقسامات • ويبدو أن الانقسام الخلوى يجرى بمعدل أسرع من معدل تكوين المقادير الطبيعية من المادة الكروماتينية بالعمليات التخليقية للخلية •

وقد يكون لملاحظة بيرس (١٩٣٧) الهامة فى الفيولا علاقة بهذا الموضوع حيث أن كمية الفوسفات فى البيئة الغذائية لهذا النبات لها تأثير

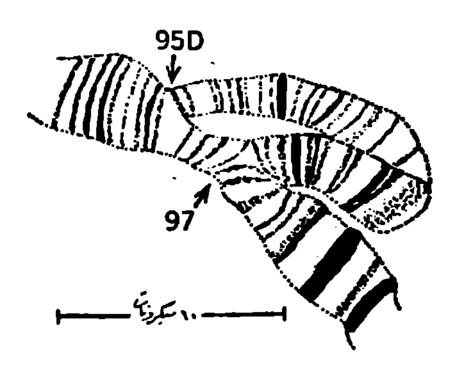
ملحوظ على حجم الكروموسومات ، حيث تعطى التركيزات العالية نباتات ذات كروموسومات أكبر من الموجودة فى نباتات نامية على تركيزات منخفضة أو فى ماء الصنبور • ولما كان الفوسفات جزءا أساسيا من جزئى الحامض النووى فقد يبدو أنه من الممكن أن تتباين كمية الحامض النووى فى الكروموسوم وتعطى تغيرات فى الحجم دون تعطيل للوظيفة ، ولكن هذا يبدو أقل احتمالا اذا أخذنا فى الاعتبار أن كمية الحامض النووى الكروموسومى تكون ثابتة تماما من خلية الى أخرى (انظر الباب ١١) •

وهناك تباين واسع فى حجم الكروموسومات (وارمكى ١٩٤١) ففى الفطر عموما ، الكروموسومات الميتوزية ضئيلة فلا ترى النواة فى الخيوط الميسليومية الا بصعوبة • ومن جهة أخرى فان الكروموسومات الميوزية فى بعض الفطر الزقية ذات طول كاف يجعلها صالحة للدراسات الوراثية السيتولوجية (ماكلنتوك ١٩٤٥ ، ١٩٥٣) •

وفى النباتات الراقية نجد أن كروموسومات وحيدة الفلقة ، بصفة عامة ، أكبر من كروموسومات ثنائية الفلقة وذلك بالرغم من أن الجنس بيونيا من العائلة الشقيقية يهيىء مثلا شاذا ملحوظا للكروموسومات الكبيرة فى ثنائية الفلقة • ففى وحيدة الفلقة يصل طول الكروموسوم الميتوزى فى الدور الاستوائى الى ٣٠ ميكرونا فى التريليوم بينما يصل طوله من ١٠ ــ ٢٠ ميكرونا فى الليليوم والبصل والترادسكانتيا وكل مجموعة الأبصال الربيعية الأزهار • أما فى المملكة الحيوانية فان مستقيمة الأجنحة ، والبرمائيات فقط هى التى تتميز بكروموسوماتها الكبيرة • والكروموسومات فى الانسان متوسطة الحجم وطولها يتراوح من ٤ ــ ٦ ميكرونات ويبلغ طول الكروموسوم الميتوزى ، فى المتوسط ، فى أكثر كائنين درسا دراسة وافية ، وهما الدروسوفلا والذرة ، ٣٫٥ ومن ٨ ــ ١٠ ميكرونات فى الدور الاستوائى على الترتيب غير أن هذه الكروموسومات لم تستخدم الى حد كبير فى الدراسات الوراثية السيتولوجية حيث ان كروموسومات الغدد اللعابية للأولى وكروموسومات الدور الضام (الباكيتينية) فى الثانية ذات حجم أوفى وتركيب مورفولوجى أكثر وضوحا وتحديدا •

أما موضوع الوجود الطبيعى لكروموسومات تصل فى الصغر الى حد يجعلها غير مرئية للمجهر الضوئى فهو أمر يجب أن يبقى مفتوحا للمناقشة •

فقد تمكن كوداني وسترن (١٩٤٦) من استحداث كروموسوم « غير مرئى » فى الدروسوفلا عن طريق أشعة X ، وهو يتركب من عدد صغير من الأقراص التى ترى فى نويات الغدد اللعابية (شكل ٥ ــ ٥) ، وهو غير مرئى تماما فى الخلايا الميتوزية • كما أن أعمال ليدربرج (١٩٤٨ و ١٩٥٥) • وغيره



شكل ٥ ــ ٥ : كروموسوم ضئيل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مشتق من جزء من الكروموسوم الثالث يشمل المنطقة من ٩٥د/هـ الى ٩٧ جـ ١ ويمتلك سنترومير غير معروف مصدره ، وهو مبين أعلاه (كالجزء الحلقى العلوى والى اليمين) وهو متزاوج مع الكروموسوم الثالث المقتضب الذى اشتق هذا الكروموسوم الضئيل منه • غير انه غير مرئى فى الخلايا الميتوزية •

تشير الى وجود مجموعة ارتباطية أو أكثر فى بكتريا القولون اشيريشيا كولاى ، الا أن المركز فى هذا الكائن من الناحية الكروموسومية لا يزال باقيا ينتظر الجلاء • وقد بين دلبروك وبيلى (١٩٤٦) وهيرشى (١٩٤٦) بنفس الطريقة تكوين اتحادات جديدة بين الصفات فى الفيروسات البكتيرية (البكتريوفاجات) مما يشير الى وجود كروموسومات أو مواد شبيهة بالكروموسومات ، وذلك قياسا على الكائنات الراقية ، ولكن المجهر الالكترونى لم يكشف للآن ما اذا كانت الجينات المرتبطة محمولة فى كروموسومات تحت مجهرية •

ومدى التغير فى حجم الكروموسومات فى المجموعة الأحادية ، داخل أى نوع معين ، ليس كبيرا ، فأصغرها عادة لا يقل عن ثلث أو نصف أكبرها غير أن هناك استثناءات عديدة لهذه القاعدة ، فمثلا الكروموسوم الرابع فى الدروسوفلا ميلانوجاستر الذى يصغر كثيراً من المرات عن الآخرين • بينما تتكون الهيئة الأحادية فى نبات اليوكا من ٥ كروموسومات كبيرة وخمسة وعشرين كروموسوما صغيرا جدا (شكل ١٣ ــ ٧) • ونظريا ، لا يوجد

حد أدنى للحجم الذى يكون عليه الكروموسوم على فرض احتوائه على التركيب البنائى الأساسى اللازم للتكاثر والحركة الانفصالية • ولكن هناك من الناحية الأخرى حـدا أعلى للطول ، تعين المسافة القصوى بين قطب المغزل والصفيحة الاستوائية هذا الحد حيث تعانى الكروموسومات التى تزيد عن هذا الحد من فقد مناطقها الطرفية نتيجة لقصمها بالصفيحة الخلوية أو بالاختنـــاق عندما يقسم أى منهما الخلية الى نصفين •

عدد الكروموسومات

يمكن التعبير عن عدد الكروموسومات فى الخلايا الجسمية للكائنات الراقية بالعدد الزيجوتى أو العدد الثنائى أو العدد الجسمى (الميتوزى) كما يعبر عنه فى البيضة أو الاسبرم بعد الاختزال بالعدد الجاميطى أو الأحادى• وقد تميز كل منها بالرمزين ٢ ن و ن على الترتيب • غير أن ادراك وجود سلاسل لتعدد المجموعات فى كل الكائنات أو فى مجموعات منهـا يسـتدعى اقرار عدد أولى أو أصلى نشأت منه الخلايا أو الأفراد المتعددة المجموعة • وتؤلف كروموسومات العدد الأصلى ما يعرف بالعدد الاساسى ويرمز له بالحرف س* • ففى القمـح تعرف سلاسل من الأنواع ذات ١٤ أو ٢٨ أو ٤٢ من الكروموسومات تمثل العدد الجسـمى (٢ ن) ، ٧ أو ١٤ أو ٢١ تمثل العدد الجاميطى (ن) • فالعدد الأساسى (س) للسلسلة هو ٧ حيث ان الاقماح ذات ٢٨ أو ٤٢ كروموسوما التى هى رباعية المجموعة وسداسية المجموعة على الترتيب هى طرز مشتقة من أسلاف ذات سبعة كروموسومات •

وتتباين الاعداد الكروموسومية تباينا كبيرا فى كلا النباتات والحيوانات فيقل عددها الى ثلاثة للعدد الأحادى فى كريباس كابيلاريس وكذلك فى عدد من أنواع الجنس كروكاس ويصل مداها الى أكثر من مائة فى كائنات أخرى• والواقع أنه بينما سجل بيلار (١٩٢٦) من العدد الثنائى للحيوان الشعاعى أولاكانثا حوالى ١٦٠٠ كروموسوم ، فان الدودة الأسطوانية اسـكارس ميجالوسيفالا صنف يونيفالنز تعرض زوجا واحدا من الكروموسومات فى خلايا النسيج التوالدى ، ولكن بما أن الكروموسومين يتجزآن الى عدد من

---

* فى الأصل الانجليزى استعمل المؤلف n (ن) للعدد الاساسى و X (س) للعدد الجاميطى وهذا عكس ما جرى عليه العرف • وقد روعى فى الترجمة اتباع العرف الشائع •

الكروموسومات الصغيرة ، فان الكروموسوم الاحادى المفرد يعتبر كروموسوما مركبا يحافظ ، لأسباب غير معروفة ، على وحدته تحت الظروف التى تفرضها عليه خلايا النسيج التوالدى ٠

ولأسباب واضحة أجريت دراسات التنظيم الكروموسومى على نباتات وعلى حيوانات تحتوى على عدد قليل من الكروموسومات الكبيرة وأكبر جزء من معلوماتنا الحالية مستمد من النباتات تريليوم (ن = ٥) وترادسكانتيا (ن = ٦) الى جانب بيانات من مختلف النباتات الزنبقية والنجيلية وكذلك من مستقيمة الأجنحة والبرمائيات (كلا نوعى الكروموسومات الميتوزية والتى فى الخلايا الأمية للبيضة) ومن أعضاء شتى لذات الجناحين التى تتميز بكروموسوماتها العملاقية فى خلايا الغدد اللعابية ٠

الشخصية الفردية للكروموسومات

هيأت الدراسة التاريخية التى قام بها بوفرى فى بيضات قنفذ البحر المخصب باسبرمين دليلا على أن الكروموسومات فى المجموعة الأحادية يختلف الواحد منها عن الآخر نوعيا وذلك فيما يختص بتأثير كل منها على عمليات التكوين ٠ وقد دعمت الدراسات الارتباطية للعلاقات بين الجينات فى الدروسوفلا والذرة هذه القاعدة بطريقة مؤكدة ٠ غير ان باحث السيتولوجيا حين يعمل بكائنات لا يعرف عنها وراثيا الا القليل ، لا بد وأن يعتمد على مميزات مورفولوجية لأغراض التعريف ٠ فكان شكل وحجم الكروموسوم نقطتى ارتكاز له حيث ان ثباتهما مكنه من تعيين الطراز المجموعى للكروموسومات أو البيان التخطيطى الفردى لكروموسومات المجموعة الأحادية فى كثير من النباتات والحيوانات لأغراض المقارنة ٠ وعندما يكون القصد اجراء مقارنات عن علاقات القرابة داخل الأنواع وبينها ، فان مثل هذه الدراسات تصبح ضرورية بدلا من البيانات الوراثية ٠ وكان أعظم نجاح تحقق لمثل هذا العمل فى الدروسوفلا والكريباس (العائلة المركبة) ٠ غير أن الكائنات الأخرى تعطى مثل هذه البيانات بسهولة ٠ وبينما يبين الشكل (٥ ــ ٤) عدة طرز كروموسومية للمجموعات فان الشكل (٥ ــ ٦) يبين الطراز الكروموسومى للمجموعة فى الفأر ٠ ومن هذا يتضح أن العدد الكروموسومى والطول فى الدور الاستوائى ، وموضع الاختناقات الأولية والثانوية ووجود(أو

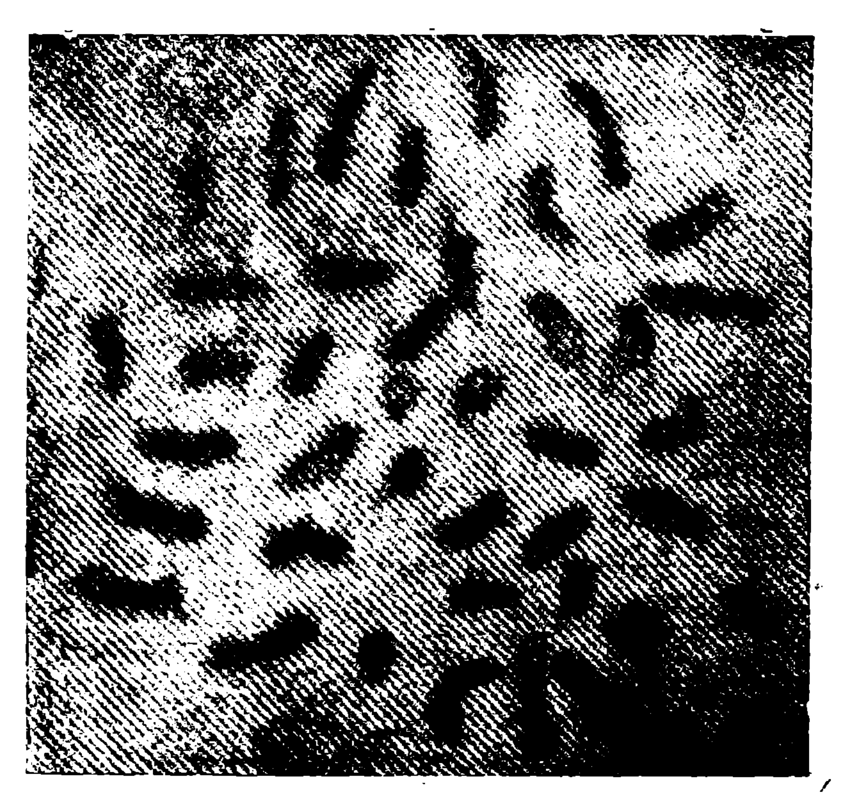
غياب) وحجم التوابع تهيىء الخصائص المعتادة فى تعريف الكروموسومات كما يمكن استخدام الطابع الثابت للكروموميرات فى كروموسومات الدور الضام لنفس الأغراض •

المورفولوجيا التفصيلية للكروموسوم

ان الوصف الدقيق للتركيب البنائى للكروموسوم والخصائص الوصفية الخارجية وتغيراتها خلال سير الانقسام الخلوى ستعطى فى النهاية بطريقة كيميائية • حيث قد عرف الكثير فعلا عن التركيب الكيميائى العام للكروموسوم ، ومع مضى الوقت تتكامل هذه المعلومات مع القدر الهائل من البيانات المورفولوجية التى تراكمت خلال نصف القرن الماضى • وليست جميع الأوصاف الظاهرية للكروموسوم معروفة الى الدرجة التى تمكن من اعطاء وصف مورفولوجى كامل ، ولكن الخصائص الواضحة قد درست فى تفصيل كاف لاعطاء صورة واضحة لدرجة معقولة •

الكرومونيمات (الخيوط الكروموسومية)

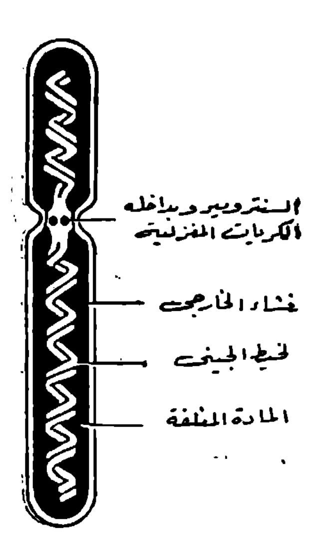
يمكن تصور الكروموسوم على أنه مكون من عدد من الأجزاء الطولية تعرف بالكرومونيمات (المفرد كرمونيما) وهذه هى التى تكون جزء الكروموسوم الذى يحمل الجينات ، وذلك بالرغم من أن كل كرومونيما قد تحوى مواد غير جينية تقوم بمهمة المحافظة على وحدتها • وكان ولايزال أمر تعيين عدد الكرومونيمات التى ينقسم اليها الكروموسوم أثناء المراحل المختلفة لنوعى الانقسام الميتوزى والميوزى يشكل احدى معضلات السيتولوجيا وتقل أهمية هذا الموضوع لباحث الوراثة عن أهميتها لباحث السيتولوجيا • حيث أن الكروماتيدة هى الوحدة الكروموسومية العاملة فى الانقسام الخلوى وفى انعزال الجينات وفى العبور ومع ذلك فانه من الواضح أن الكروماتيدات ، التى ترى بسهولة فى كروموسومات الدور التمهيدىالميتوزى، تنقسم هى الأخرى بالتالى الى وحدات أقل ولكن الى أى مدى أكثر من ذلك يصل الانقسام فى الكروموسوم ؟ فهذا موضوع تختلف فيه الآراء وهو مفتوح للمناقشة •



شكل ٥ ـ ٦ : منظر قطبى لصفيحة استوائية فى خلية جسمية من الفار نامية فى مزرعة نسيج ٠

وقد استخدمت طرق شتى فى مهاجمة هذا الموضوع ٠ وتشمل هذه الطرق المعاملة السبقية بالأحماض والقلويات المخففة قبل التثبيت ٠ ويمثل شكل ٥ ـ ٧ أكثر وجهات النظر قبولا ، بصفة عامة ، عن العدد الأدنى للخيوط فى كروموسوم الدور الانفصالى فى الخلايا الميتوزية ٠ وعلى هذا فان الكروموسوم الثنائى الخيط فى الدورين التمهيدى والاستوائى الذى قد تتطلبه الوراثة المندلية لا يقف تقسيمه الى هذا الحد فهو منقسم أكثر من ذلك (هسكنز ١٩٤٧ وكاوفمان ١٩٤٨) ٠ وقد اعتبر نيبل (١٩٣٩ و ١٩٤١) وكووادا (١٩٣٩) أن كروموسوم الدور الانفصالى منقسم مرة ثانية ليعطى تركيبا رباعى الخيوط مما يتطلب أن يكون كروموسوم الدور التمهيدى ثمانى الخيوط وترتكز هذه المشاهدات على عدد الأطراف السائبة

المفكوكة للكروموسومات المعاملة • وقد أقيمت الاعتراضات بأن طريقة المعاملة هى المسئولة عن الصور الضوئية التى شوهدت • وقد شوهد ، أحيانا ،



شكل ٥ ـ ٧ : بيان تخطيطى لمورفورلوجيا كروموسوم الدور الانفصالى فى الانقسام الميتوزى مبينا الحد الادنى لعدد الخيوط • التركيب الحلزونى المبين يؤدى الى وقوع التفاف نسبى بين الكروماتيدات فى الانقسام التالى • فقد استعمل هذا الشكل لبيان كروموسوم استوائى ، ولكنا نعتقد أنه أكثر انطباقا لتمثيل كروموسوم فى الدور الانفصالى لسنترومير (المركز الحركى مع الكريات المغزلية) قد تكون منقسمة أو غير منقسمة فى الدور الانفصالى • المصطلحات هى التى يستعملها شريدر •

انشقاق رباعـى فى كروموسـومات الكوكسيد فى الدور الاستوائى الأول الميوزى (هيوز ـ شريدر ١٩٤٠) • ويبدو أن هذه المشاهدات غير قابلة للطعن حيث أن كل وحدة انشقاقية من الكروموسوم تكون مغزلها المنفصل • ويعزز هذا الرأى النتائج التى حصل عليها مانتون (١٩٤٥) باستخدام التصوير بالأشعة فوق البنفسجية حيث كشفت عن أربع كرومونيمات مميزة فى كروموسومات الدور الانفصالى فى النبات السرخسى توديا •

ويلزم أن ندرك أن المشاهدات السيتولوجية لا تكشف دائما عن القصة الكاملة • فالكروموسومات الفرشائية فى الدور الانفراجى فى الخلية الأمية للبيضة فى الضفدعة تبدو ضوئيا فردية • ولا يمكن بيان الكروماتيدات

الا بصعوبة . غير أن وجود الكيازمات بين الأزواج النظيرة هو دليل معقول على طبيعتها الثنائية فى دور سابق فى نفس درجة الانقسام (دورى ١٩٤١ ، ١٩٥٠) • كما أن مشاهدات برجر (١٩٣٨) وجرل (١٩٤٦) لها أهمية فى هذا الموضوع حيث ان كروموسومات الخلايا الطلائية للبلعوم الخلفى فى ناموس كيولكس بيبينز ، التى قد تبدو فردية فى الدور التمهيدى المبكر • وقد يظهر فيما بعد فى نفس الدور التمهيدى أن كل كروموسوم يمكن تجزئته الى عدد من الكرومونيمات قد يصل الى ١٦ أو ٣٢ •

وقد استخدمت الاشعاعات المختلفة فى كشف الحقيقة التركيبية للكروموسوم والفكرة فى ذلك أن الانفصامات فى الكروموسوم ستكشف فى جلاء عدد وحدات الانشقاق • فقد استعمل نيبل (١٩٣٦ و ١٩٣٧) الاشعاعات المؤينة لبيان حالة تعدد الخيوط فى كروموسومات الدورالتمهيدى فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا • ويبين كلا النوعين من الاشعاعات المؤينة والكيميائية الضوئية أن كروموسومات الدور التمهيدى فى الأنابيب اللقاحية لنفس النبات رباعية الخيوط على الأقل (سوانسون ١٩٤٧) • وقد أيد لاكور وروتيزهوزر ١٩٥٤) وكراوس (١٩٥٤) وساكس وكنج (١٩٥٥) هذه المشاهدات ، فى حين عارض استرجرن وواكونيج (١٩٥٤) هذا التفسير • ومع ذلك فانه يعتبر من المعلومات العامة أن كروموسومات الدور البينى فى الأبواغ الصغيرة تستجيب لأشعة X كما لو كانت غير منقسمة فى حين أن كروموسومات الدور التمهيدى تسلك كما لو كانت ثنائية فقط (ساكس ١٩٤١) •

ومن الصعب فى الوقت الحاضر تقرير الى أى حد يمكن أن تعزى اليه هذه الصور والاستجابات المتغيرة للكروموسومات الى تغييرات كيميائية • غير أنه يبدو من الواضح تماما أن عدد وحدات الانقسام فى الكروموسوم لم تعد تعتبر مشكلة هامة من الناحية الوراثية السيتولوجية كما كان يظن سابقا وذلك لأنه اذا أخذنا فى الاعتبار كروموسوما مرئيا مجهريا وفكرنا فى ذلك من ناحية احتمالات التركيب الجزيئى لاطاره فلا بد من أن يصل عدد وحدات سلاسل الأحماض النووية أو البروتينات النووية فيها الى المئات ولا تبرز بصورة مرئية ، الا بعد أن يصل عددها الى درجة كبيرة حتى تصبح تجمعاتها مرئية ، وتنتج ما يسمى بالكرومونيما • وليس من المدهش اذا أن الظروف المتباينة لمعاملات وتثبيت الكروموسومات تعطى صورا مختلفة للتركيب

الداخلي · كما أوضح هسكنز (١٩٤٧) أن الموضوع لم يعد يتعلق بمجرد عدد الكرومونيمات فى الكروموسوم بل يتعلق بموضوع سلوك الكروموسوم البوليتيني (عديد الخيوط) كما لو كان ثنائى الخيط ، حيث انه فىالانقسام الخلوى وفى العبور وفى الحلزنة تكون الكروماتيدة ـ وليس ثمة جزء أصغر من ذلك ـ هى الوحدة العاملة · وعلى ذلك فان عملية تكاثر الجين والكروموسوم عملية مستمرة الى حد ما وتتوقف على مواد البناء المتوافرة داخل الخلية ، مع الاحتفاظ فى نفس الوقت بأقل عدد ممكن من الكرومونيمات العاملة اللازمة لأغراض وتحركات الكروموسوم فى كلا الانقسامين الميتوزى والميوزى ·

غير أن فردية الكروموسوم أو ازدواجه فى الدورين القلادى والتزاوجى تضفى على هذا الموضوع أهمية خاصة حيث ان عددا من النظريات التىتتعلق بالظواهر الميوزية تتخذ فردية الكروموسوم فى الدور القلادى على أنها الفرض الابتدائى الأساسى · فنظرية البدء المبكر للانقسام الميوزى لدارلنجتون (١٩٣٧) ونظرية العبور لهوايت (١٩٥٤) تستند الى هذا الفرض · وستناقش هاتان النظريتان فى باب قادم · ولكن يكفى هنا أن نقول ان كلتيهما قد أضعفهما وفرة من الأدلة المناقضة · ويظهر أنه لا يوجد أى سند منطقى للاقتراح بأن كروموسومات الدور التمهيدى تختلف فى الانقسام الميوزى عنها فى الميتوزى من حيث عدد الكرومونيمات وذلك بالرغم من أن سميث (١٩٤٢) قد اعتنق الرأى بأن الكروموسومات فى الذبابة المنشارية ، بالرغم من أنها مزدوجة الخيوط على الأقل فى جميع أدوار الانفصال ، فانها تكون فردية فى الدورين الانفصالى والنهائى اللذين يسبقان الانقسام الميوزى وأن التلاصق يبدأ فى هذه المرحلة المبكرة بدلا من بدئه فى الدور التزاوجى الذى يأتى بعد ذلك ·

المادة المغلفة

يفترض معظم باحثى السيتولوجيا أن الكرومونيمات ترقد فى كتلة من مادة غير ملونة تعرف بالمادة المغلفة التى يحوطها من الخارج غشاء أو لمة (شكل ٥ ـ ٧) · والمفروض أن المادة المغلفة والغشاء تتكونان من مواد غير جينية · وبالرغم من أن البعض ينكر بشدة وجود مثل هذه الأجزاء (دارلنجتون ١٩٣٧ ، وريس ١٩٤٥) ، فانه قد أمكن الحصول على أدلة فوتوغرافيةمعقولة

فى نباتات مثل الذرة (ماكلنتوك ١٩٣٤) والتريليوم (أيواتا ١٩٤٠) والترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٢ ، ١٩٤٣) وفى النطاط بودسما (ماكينو ١٩٣٦) . وقد وصف هيرشلر (١٩٤٢) طريقة لتمييز الغشاء تؤدى الى اسوداد أغشية الكروموسومات فى الخنفساء بالومينا ، وتدل بجلاء رسومات بينتر (١٩٤١) الخاصة بتكوين الكروموسومات فى خلايا الغدد اللعابية فى الدروسوفلا على وجود مادة مغلفة وغشاء . والى جانب هذه البراهين الايجابية فانه يمكن استنتاج وجود المادة المغلفة من الحقيقة المعروفة بأن المنظر الطرفى للكروموسوم يبدو فى مظهر أجوف وليس ممتلئا ولا تكون لفات كروموسوم الدور الاستوائى قضيبا ممتلئا وهو ما يمكن بيانه بسهولة بمعاملة الكروموسومات بأحماض أو قلويات مخففة لتفكك الأجسام المحلزنة (كاوفمان ١٩٤٨) . وبالمثل يمكن استنتاج وجود غشاء من الواقع بأن كروموسوم الدور الاستوائى المصبوغ يعطى حواف ملساء ليست متعرجة . والمظهر الأخير نتوقع حدوثه اذا كانت الأجزاء المحلزنة فى الكروموسومات ترقد عارية فى البيئة النووية .

وقد استعمل باحثو كيمياء الخلية ، ومعظم اهتمامهم موجه للوصول الى التركيب الكيميائى للكروموسومات ، الاصطلاح « ماتريكس » بمعنى آخر (مازيا وييجر ١٩٣٩ ، وريز ١٩٤٢ ، وسيرا ١٩٤٧) . واتفق شريدر (١٩٥٣) مع هؤلاء الباحثين فى تعريف الماتريكس على أنه الكتلة الأساسية للكروموسوم وأنه هو الجزء الذى يتميز بأنه موجب للفولجين ، ويمكن ازالته بطرق كيميائية أو أنزيمية تاركة خيطا سالبا للفولجين أطلق عليه اسم « بقايا الكروموسوم » . وهذا التفسير الذى يغفل الاستعمالات السابقة للاصطلاح ، يهمل أيضا الدليل المستمد من كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا حيث يصطبغ ما يعرف بالماتريكس بصبغة الأخضر الثابت التى تصطبغ بها النوية مما يدل على عدم وجود كروماتين موجب للفولجين . وقد زادت ملاحظات ماكلنتوك (١٩٣٤) فى الذرة هذا التناقض وهى تدل على أن مادة النوية السالبه للفولجين تمر الى الكروموسومات لتحيط بالكرومونيمات فى الدور الاستوائى وتكون موجبة للفولجين فى هذا الدور . ولا تعرف وظيفة المادة المغلفة ولا تركيبها البنائى . والمفروض أنها تساعد فى الاحتفاظ بالكرومونيمات داخل الحدود حتى يمكن للكروموسومات القيام بجميع تحركاتها أثناء الانقسام الخلوى دون عائق . ولكن هل هى فعلا لها دخل فى انكماش الكرومونيمات كما ذكر كوواداً (١٩٣٩) فهذا لا يزال اشكالا لم يحل بعد .

كما يوجد أيضا الاحتمال بأنها قد تقوم بوظيفة غلاف عازل للجينات أثناء الانقسام الخلوى ٠

والبيانات التجريبية الوحيدة التى تتصل بعلاقات المادة المغلفة بالمكونات النووية الأخرى هى بيانات ماكلنتوك (١٩٣٤) فى الأبواغ الصغيرة ، وخلاياها الأمية فى الذرة ٠ والمعروف أن النوية تتضاءل فى الحجم أثنــاء الدور التمهيدى ثم تظهر ثانية فى الدور النهائى ٠ وترتبط دورة النويةهذه بسلوك المادة المغلفة للكروموسومات ٠ وتقترح ماكلنتوك أن النوية فى المرحلة الأخيرة من الدور التمهيدى تسهم ماديا فى تكوين المادة المغلفــة التى تبدأ فى الظهور ٠ بينما تتكون النوية فى الدور النهائى من المواد المغلفة وذلك تحت تأثير منطقة كروموسومية معينة هى الخاصة بالمنظم النويى ٠ وفى حالة افتقاد هذا الجسم فان المواد المغلفة الموزعة تبقى بالكروموسومات الفردية لتتجمع بطبيعة الحال فى الدور النهائى على هيئة كريات صغيرة شــبيهة بالنويات ٠ وفى الدور التمهيدى التالى تأخذ هذه الكريات فى الاختفاءتدريجا فى نفس الوقت الذى تبدأ فيه الكروموسومات بأن تكون أكثر اصطباغا ٠

ولا يزال التركيب البنائى للنوية ووظيفتها غامضــين نوعا ما للآن (فنسنت ١٩٥٥) ٠ ويظهر أنها ذات كثافة عالية نسبيا وقد تصل نسبة البروتين بها الى ٩٠٪ من وزنها الجاف ٠ ويوجد الحامض النووى الريبوزى بنسبة تقرب من ٣٫٥٪ من الوزن الجاف ، أما ما قد يوجد بالنويات من حامض نووى ديز أو كسى ريبوزى فالاحتمال بأن يكونمنمصدر كروموسومى أشد من أن يكون جزءا متكاملا من التركيب البنائى للنوية ٠ وقد بين المجهر الالكترونى أن التركيب البنائى الداخلى للنوية قد يكون ليفيا (شكل ١ ـ٢) أو أن تركيبها ليس له تفاصيل بنائية ٠ غير أن هذه المشاهدات لا تلقى ضوءا على طريقة تكوينها أو على معنى تنظيمها الداخلى ٠

وتصادفنا أيضا الصعوبات حين محاولة تقدير وظيفة النوية ٠ وقد رصد فنسنت عددا من الوظائف المحتملة وفيما يلى أكثرها قبولا :
(١) أنها مركز لنقل التأثيرات الكروموسومية الى السيتوبلازم (٢) أنها مركز لتحــديد مصــدل التفاعل التخليقى الضرورى للاحتفــاظ بتخليق السيتوبلازم (٣) أنها مخزن للمواد التى تنتجها الكروموسومات (٤) أنها مخزن للمواد الكروموسومية أو النووية الداخلية غير المستعملة (٥) أنها مخزن لمصــادر الطاقة اللازمة للنشاط النووى ٠

ولم يمكن للآن القيام تجريبيا بالتمييز بين هذه الفروض النظرية ٠ ولكنه يبدو أن النوية ، اذا كانت تلعب دورا ما فى النواة فان هذا الدور ليس ذا طبيعة وراثية ٠

الكروموميرات (الحبيبات الصبغية)

يفيدنا علم الوراثة بأن الكروموسومات تتميز طوليا الى جينات شتى يختلف الواحد منها عن الآخر نوعيا وذلك فيما يتعلق بتأثيرها على العمليات التكوينية ٠ على أنه قبل استتباب هذه القاعدة بوقت طويل ، كان قد أمكن بيان أن الكروموسومات ، وعلى الأخص وهى فى حالتها الخيطية الرفيعة فى الدور التمهيدى الميوزى المبكر ، تتباين أيضا الى مناطق مميزة وصفيا وكانت ثابتة فى الحجم والموضع ٠ وكان أول من وصف هذه المناطق المعروفة بالكروموميرات بالبيانى فى ١٨٧٦ وفيتزنر فى ١٨٨١ ٠ ومنذ ذلك الوقت أخذ وصفها يعم فى جميع الكائنات التى يظهر بها الدوران ، التزاوجى أو الضام ، واضحى التميز ٠ ويبين شكلا (٣ ــ ١٣ و ٣ ــ ١٤) التركيب الكروموميرى للكروموسومات فى نباتى التريليوم والذرة ٠

ويغطى الاصطلاح « كروموميرة » تركيبات شتى كثيرة مميزة وصفيا بالرغم من وجود كل احتمال فى أنها تختلف تماما فى تركيبها البنائى ٠ وهى تشمل أجزاء تركيبية شتى مثل : (١) الشرائط الداكنة الاصطباغ فى الكروموسومات العملاقية فى الغدد اللعابية ٠ (٢) الكروميولات والكروموميرات الكبيرة الحجم فى الكروموسومات الفرشائية الفائقة الطول فى الخلايا البيضية الأمية فى البرمائيات ٠ (٣) الكروموميرات الطرفية كما ترى فى الكروموسومات الميوزية فى الطماطم (براون ١٩٤٩) ٠ (٤) وأيضا الطراز المعتاد الذى يوجد فى الزنبق مثلا ٠

أما العقد الكبيرة التى توجد فى كروموسومات الدور الضام فى الذرة ، فهى ليست كروموميرات بالمعنى المفهوم حيث انها هتروكروماتينية وليست يوكروماتينية ٠ فالمصطلح « كروموميرة » مع دلالاته هذه هو مصطلح وصفى ٠ ويدل دون اضافة خصائص أخرى ، على وجود أجزاء تركيبية ، لها القدرة على التكاثر ، ثابتة الموضع مختلفة الحجم وقدرتها على الاصطباغ تزيد على باقى أجزاء الكروموتيمات ٠

وقد صادفت المحاولات لتعريف الكروموميـــــرة فى مدلول تركيبى صعوبات ، وقد قدم بهذا الخصوص فرضان نظريان ، أحدهما وهو النظرية الفرضية للكروموميرة « يعتبر أنها تختلف تركيبيا عن باقى الكروموني‍مـا بسبب وجود استجابات تفاعلية مميزة لها وخاصة بها تتعلق بتخليق الحامض النووى » (بونتكورفو ١٩٤٤) • وبعبارة أخرى ان السبب فى زيادة حجم الكروموميرة عن أجـزاء الكروموني‍ما المجـاورة لها هـو مقدرتها على تخليـق كميات كبيرةمن الحامض النووى أو البروتين النووى القابلين للاصطبـاغ أو تركيمهما على نفسها • وقد عضد كاوفمان حديثا (١٩٤٨) وجهة الرأى هذه • غير أن بللنج (١٩٢٨) كان أول من أعطاها أعظم سند وتعبيـــر معقول ، وهو الذى وصف خطأ الكروموميرات النهائية فى النباتات الزنبقية على أنها مراكز الجينات •

والفرض النظرى الآخر يصف الكروموني‍ما كخيط مجهرى متجانس وأن الكروموميرات ما هى الا تعبيرات ثابتة لنظام الحلزنة (ريس ١٩٤٥) ويستمد هذا الرأى أسانيده من عدد من الدراسات التى بينت أنه أمكن حل الكروموميرات فى نباتات وحيوانات مختلفة تحتوى على عدد من طرز التعبير الكروموميرى ، الى حلزون لا يرى فيه الاكروموني‍ما ذات قابلية متجانسة للاصطباغ • وهكذا فان شد الكروموني‍ما بطرق التشريح المجهرى يحولها من خيط متميز تركيبيا الى خيط متجانس المظهر ، هذا الىأن الكروموميرات (الحلزنة) فى الدور القلادى فى كائنات مثل الترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٣ وتايلور ١٩٤٩) والبصل والصبار (كوسكى ١٩٣٤ ، ١٩٣٧) • والهياسنت (نيشانى ١٩٣٧) والتريليوم (كيف ١٩٤٨) والنطاط (ريس ١٩٤٥) تتزايد تدريجيا فى الحجم وتتناقص فى العدد حتى تنتهى الى الحلزنة المرئية فى وضوح والتى ترى فى الدور التمهيدى المتأخر •

وقد يدخـل التركيب الكروموميرى فى كروموسومات الغـدد اللعابية أو فى الكروموسومات الفرشائية • وهما أطول كثيرا من كروموسوماتالدور التمهيدى الميوزى العادية ، تحت نفس التفسير أو قد لا يدخل • وبالرغم من أن ريس (١٩٤٥) وريس وكراوس (١٩٤٦) يعتقدان أن الشرائط الكثيفة فى كروموسومات الغدد اللعابية هى أجزاء محلزنة فانه توجد أدلة مبنية على مشاهدات تستند الى الرأى بأن شد الكروموسومات لا يهتك الطـــابع الكروموميرى بالطريقة المتوقعة لو أنها تمثل حلزنة (هنتـــون ١٩٤٦) ،

(دانجلو ١٩٤٦ و ١٩٥٠) . ونفس الأمر صحيح بالنسبة لكروموميرات الكروموسومات الفرشائية فى الخلايا الأمية للبيضات فى الضفدعة وذلك عن دورين (١٩٤١، ١٩٥٠) . وحيث ان هذه الكروموسومات تصل الى أقصى امتداد لها وذلك بالرغم من انها لا تزال تحتفظ بقدر كبير من الرجوعية فقد يبدو أن كروموميراتها لا يمكن أن تقارن بالكروموميرات الموجودة فى الكروموسومات الميوزية العادية والتى ، بغض النظر عن الحجم ، يظهر أنها خصائص تركيبية تعكس طابعاً مميزاً من الحلزنة على مدى طول الكرومونيمات . غير أن بيانات جول (١٩٥٦) الحديثة تنبىء بأنه يمكن تطبيق تفسيرات ريس على الكروموميرات الفرشائية الى جانب تطبيقها على طرز الكروموميرات الميوزية الأخرى .

وليس هناك غير قليل من التعضيد للرأى الذى قدمه بللنج (١٩٢٨) بأن الكروموميرات الميوزية هى مواقع جينية . وذلك لأنها من جهة أكبر جدا من أن تكون كذلك ومن جهة أخرى فقد أمكن بيان أنه يصح وجود الجينات فى المسافات الخفيفة الاصطباغ التى تقع بين الكروموميرات (ماكلنتوك ١٩٤٤) . على أننا سنبين فيما بعد أن الكروموميرات (الشرائط) فى الكروموسومات اللعابية ترتبط بجينات معينة ولو أنه من الواضح صعوبة التقرير بصفة مؤكدة ، ما اذا كانت الجينات موجودة فى الشرائط أو فى المناطق التى بينها .

السنترومير

السنترومير الذى يكون الاختناق الابتدائى فى كروموسومات الدور الاستوائى جزء من الكروموسوم ليس عنه غنى . فالكروموسومات التى تفتقر الى السنترومير تفشل فى توجيه نفسها بطريقة صحيحة على الصفيحة الاستوائية ، وتتخلف فى الدور الانفصالى ، وتفقد فى النهاية . وبسبب احتلال السنترومير مركزا ثابتا بالنسبة لأطراف الكروموسومات فانه يعتبر المسئول عن أشكال الكروموسومات أثناء سيرها الى القطبين خلال الدور الانفصالى . ولهذا فان وظيفته معبرة بالحركة محددة تماما وبالاضافة الى ذلك يبدو أنه مسئول جزئيا على الأقل عن تكوين ألياف المغزل الكروموسومية . ولا يؤثر ما بينه كارلسون (١٩٣٨) من حركة الكسر الكروموسومية

اللاسنتروميرية (عديمة السنترومير) في الخلايا العصبية لمستقيمة الجناح في اتجاه القطب على صحة هذا الفرض حيث يمكن تعليل هذه الحركة على أساس وجود تيارات تسرى في السيتوبلازم من المناطق الاستوائيـــة الى القطبين ٠

وتحت ظروف معينة ، قد ينزل السنترومير عن دوره الى مراكز ثانوية للحركة ، ولكن تلك حالات استثنائية ٠ ففي الذرة يحكم الظاهرة وجـود كروموسوم رقم ١٠ شاذ يتصل بطرفه البعيد للذراع الطويلة قطعة اضافية من الكروماتين (رودز وفيلكومرسون ١٩٤٢ ، رودز ١٩٤٢ ، ١٩٥٢) ٠ ولا تقع هذه الظاهرة الا في الخلايا الميوزية بنسبة أعلى عندما يكـــون الكروموسوم الشاذ في الحالة الأصلية ٠ ففي الدور الانفصـــالي تبـــدأ الكروموسومات حركتها الانفصالية قبل موعدها نوعا ما ٠ كما يدل على ذلك درجة انكماش الكروموسومات ، وتتحرك الأطراف البعيدة للكروموسومات نحو القطبين بدلا من مناطق السنترومير (شكل ٥ ــ ٨) ٠ وقد أبلغ عن حالة مماثلة في سلالات التربية الداخلية في السيكيل (الشيلم) (شكل ٥ ــ ٩) حيث تتصل هذه المراكز الجديدة للحركة بالقطبين بكل وضوح عن طريق ألياف مغزلية (براكن ومونتزنج ١٩٤٢ ، استرجرن وبراكن ١٩٤٦) وقد يبدو أن انتقال الوظيفة يتم عن طريق سريان تيار من المواد الى مراكز الحركة الجديدة ، غير أن هذا يتطلب الاثبات ٠

والمعتقد أن السنترومير يصبح عند بدء الدور الانفصالي منقسما وظيفيا على مدى المحور الطولي للكروموسوم ٠ وأن حركته في اتجاه القطب محكومة باتصالها بالمغزل ٠ ونادرا ما يحدث الانقسام عموديا على المحور الطولي معطيا كسرتين سنتروميريتين يتصل بكل منهما كروماتيدتا احدى الذراعين (شكل ٥ ــ ١٠) ، وحيث أن كل وحدة منهما تتكون من ذراعين متماثلتين وراثيا فقد سمى دارلنجتون كلا منهما بالكروموسوم المتماثل الذراعين (١٩٣٩) ٠ وقد أوضحت ماكلنتوك (١٩٣٢) تجريبيا امكان استحداث مثل هذا الانفصام في السنترومير باستخدام أشعة X مع بقاء جزئي السنترومير عاملين ٠ وتدل هذه البيانات على أن السنترومير جهاز مركب تتناسق أجزاؤه عادة في الانقسام والحركة ٠

ولا يشغل السنترومير عادة موضعا طرفيا ٠ وقد كان يظن سابقا أن



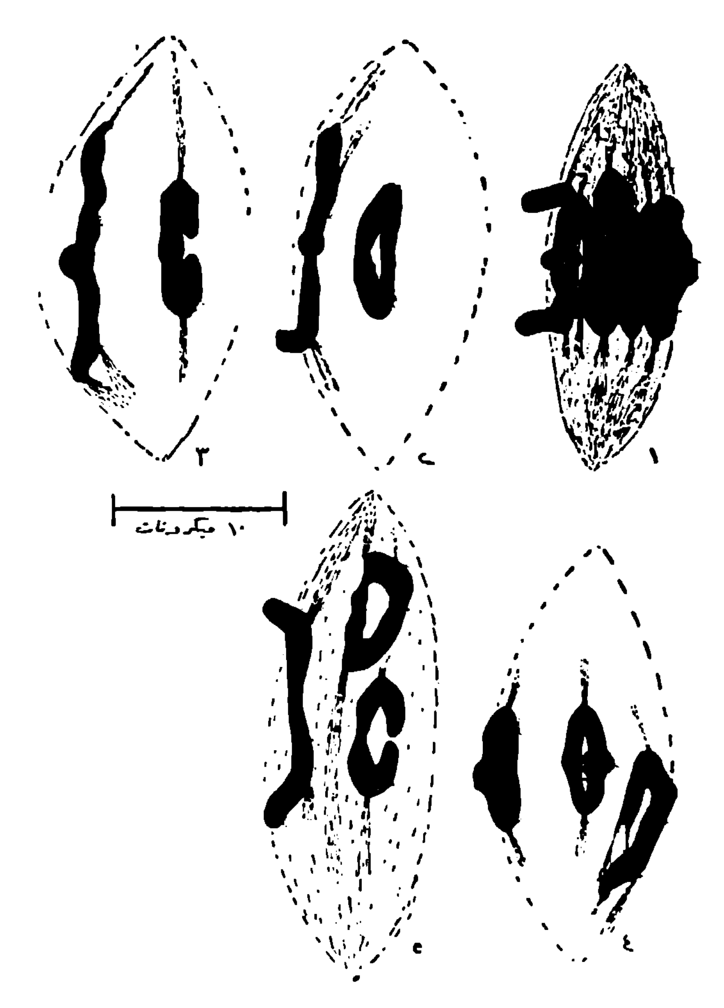
شكل ٥ ــ ٨ دور استوائى فى خلية امية للأبواغ الصغيرة فى الذرة تبين الحركة الانفصالية السابقة لأوانها فى المناطق السنتروميرية الثانوية (نيوسترية) لاتزال السنتروميرات الطبيعية غير المنقسمة والممثلة فى الشكل كدوائر بيضاء فى بعض الكروموسومات ، لاتزال عند الصفيحة الاستوائية ٠

كروموسومات بعض الحشرات المستقيمة الجناح ذات سنترومير طرفى حقيقى ولكن بين هوايت (١٩٣٥) أنه يوجد دائما ذراع أخرى صغيرة جدا فى مثل هذه الكروموسومات ٠ والمعروف الآن أن جميع الكروموسومات بما فيها الكروموسوم الرابع الضئيل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ذات ذراعين (بانشين وخستوفا ١٩٣٨ وجريفين وستون ١٩٤٠) ولذلك فطالما عبر الكثيرون عن الاعتقاد بعدم ثبات الكروموسومات الطرفية السنترومير كما وجدها رودز (١٩٤٠) فى الذرة ولكن وجدت حالة للكروموسومات الطرفية السنترومير يبدو أنها خالية من اللبس فى نوع معين من البروتوزوا الذى يعيش فى القناة الهضمية للنمل الأبيض آكل الخشب (كلفلند ١٩٤٩) غير أن هذه الحالات قد تمثل حالات خاصة حيث ان السنتروميرات فيها تكون غالبا متصلة بالسنتريول الطويل بصفة مستمرة وكما أشرنا سابقا فان هذه الخاصية قد تخدم فى فرض انتظام الانقسام يقرره أو يقوده انقسام السنتريول مما يتيح لها استمرار البقاء

ومن العسير بيان التركيب البنائي للسنترومير وقد وضعت تفسيرات مختلفة للمشاهدات خاصة بذلك (شكل ٥ ـ ١١) • ففي الكروموسومات الجسمية يظهر السنترومير بكل بساطة كاختناق غير مصبوغ دون أي دليل مورفولوجي على وجود تركيب بنائي له • وفي كروموسومات الدور الضام (الباكتين) في الذرة يأخذ السنترومير شكل جسم بيضي مميز غير قابل للاصطباغ ودون دلالة على تركيب بنائي . وأكبر نوعا ما في القطر عن باقي الكروموسوم (ماكلنتوك ١٩٣٣) • وفي النباتات ذات الكروموسومات الكبيرة كالترادسكانتيا مثلا فانه يمكن رؤية السنترومير في الدور الاستوائي الميوزي أو الدور الانفصالي المبكر كحبيبة ضئيلة قابلة للاصطباغ تتصل بباقي الكروموسوم بخيوط رفيعة ممطوطة وربما يرجع ذلك الى مقاومةجسم الكروموسوم لشد السنترومير له • والحبيبة موجبة للفولجين ، ويبدو أنها غير محوطة بكأس موصلة كالتي وصفها شريدر (١٩٣٦ ، ١٩٣٩) في الحيوان البرمائي امفيوما • ويقل قطر الحبيبة ، عند التمكن من رؤيتها ، عن ٥ر٠ ميكرون وهذه الحبيبة هي التي يظهر أنها تتصل بعناصر المغزل للعمل كعضو يقود الحركة • .

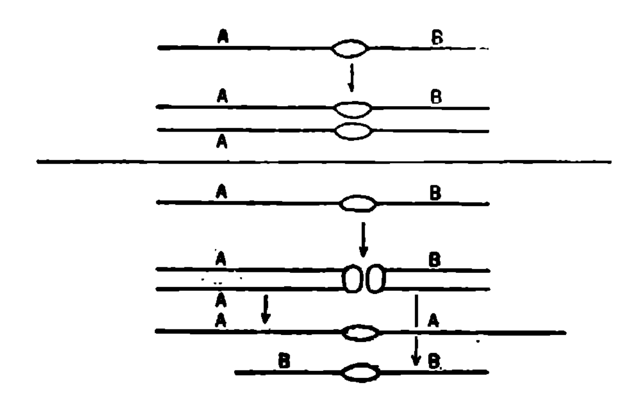
ويظهر بسنتروميرات كروموسومات الدور الضام في السيكيل والاجابانثاس ثلاث مناطق منفصلة متميزة (شكل ٥ ـ ١٢) ليما دي فاريا ١٩٤٩ أ ، ١٩٥٤ ب) فتوجد على جانبي المنطقة الوسطى لييفات رفيعة يبدو أنها تشبه تلك التي تفصل الكروموميرات العادية . وفي داخل السنترومير يكون زوجان أو ثلاثة أزواج من الحبيبات منطقة كروموميرية ويفصل بعضها عن البعض الآخر لييفات أخرى تؤلف المنطقة الثالثة المميزة وتدل الحبيبات المزدوجة والتي أسماها ليما دي فاريا « بالمكرر المعكوس » على أن السنترومير جهاز مركب • وهذا استخلاص تعضده الحقيقة بأنه يمكن قصم السنترومير عرضيا مع احتفاظ كل نصف بالقدرة على بدء الحركة الانفصالية • والحبيبات التي قد تتفاوت في الحجم تبدو للمشاهد أنها لا تختلف عن باقي الكروموميرات . غير أن خواصها الفريدة تدل على أنها لابد وأن تختلف في تركيبها الكيميائي • وتكشف السنتروميرات الأخرى ، كالموجودة في الترادسكانتيا ، عن حبيبة واحدة في المحور الطولي (شكل ٥ ـ ١٢) •

ومما يثير بعض الاهتمام أن السنترومير قد اعتبر مناظرا للسنتريول على أساس تركيبي وكذلك على أساس نظري (شريدر ١٩٣٦ ودارلنجتون

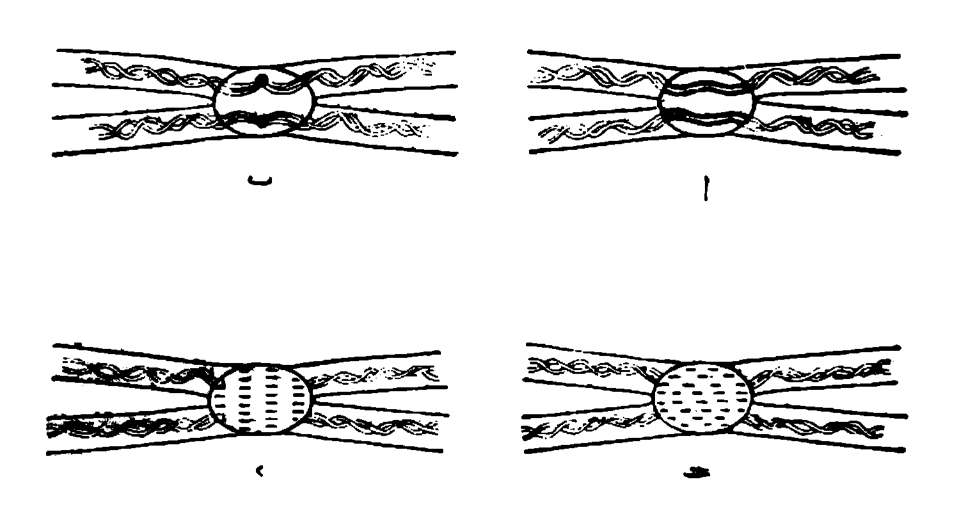


شكل ٥ ـ ٩ : أدور استوائية فى خلايا أمية للأبواغ الصغيرة فى نبات الشيلم مبينا الكروموسومات التى تكون اليافا مغزلية من النهايات الطرفية للكروموسومات · والسنترومبرات وسطية الموضع ·

١٩٣٦) · وهذه العلاقة التى كان أساس فرضها أولا التشابه فى الاصطباغ وفى السلوك اثناء الدورة الميتوزية قد دعمها كثيرا آل بوليستر (بوليستر ١٩٣٩ . بوليستر وبوليستر ١٩٤٣) · وقد كشفت دراسة الانقسام الميوزى فى الاسبرم الاوليجوبيرينى (غير عادى فى انخفاض المحتوى الكروماتينى) فى القوقع فيفيبارا مالليتس من البروسوبرانشيات (أمامية الخياشيم) عن محتوى منخفض من الكروماتين نتيجة لانحلال عدد كبير من



شكل ٥ ـ ١٠ : بيان تخطيطى لتوضيح الانقسام الخاطىء للسنترومير وتوضيح أصل نشأة الكروموسومات المتماثلة الذراعين • (أعلى) المستوى الطبيعي للانقسام على مدى المحور الطولى للكروموسوم • (أسفل) الانقسام العرضى للسنترومير معطيا لكروموسومين متماثلين للذراعين •



شكل ٥ ـ ١١ : التركيب البنائى الفرضى للسنترومير فى كروموسوم ذى زوجين من الكرومونيمات • السنترومير مرسوم كجسم بيضاوى وعضو الحركة الأساسى مرسوم فى (ا) كجزء منطقى محور من الكرومونيمات وفى (ب) تتصل بالكرومونيمات كرية مغزلية • وفى (جـ) يوجد عدد من الميسلات الموجهة • وفى (د) يوجد عدد من الميسلات الموجهة ولكنها مرتبة على نحو يسهل الانقسام الخاطىء على المستوى العرضى بدلا من الطولى •

الكروموسومات • غير أن سنتروميرات هذه الكروموسومات تبقى وتمر فى النهاية الى السيتوبلازم حيث تسلك كسنترويولات اضافية وتعمل كل منها كبلفاروبلاست يعطى خيطا محوريا مفردا •



شكل ٥ ــ ١٢ : كروموسومات تبين تركيب السنترومير (أعلى) كروموسومات الاجابانثاس أمبلاتوس فى الدور الضام ثم فى وسط الدور التمهيدى ثم فى آخره (فى ترتيب تنازلى) • وتظهر السنترومير الوسطية الموقع ، الدور الضام حبيبتين بينهما ليفات دقيقة تمتد فى كل من الجانبين الى باقى الكرومونيمات • ويظهر حجم الكروموميرات تدرجا تنازليا من السنترومير الى النهاية (أسفل) وحدات تزاوجية ثنائية فى الدور الاستوائى الأول فى الترادسكانتيا تبين الكرية المغزلية ممتدة خارج أجسام الكروموسومات •

والى جانب الطراز المحدد للسنترومير الذى وصف فيما سبق ، يوجد طراز تتميز به حشرات الهيمبترا (نصفية الجناح) والهتروبترا (مختلفة الجناح) وصفه شريدر (١٩٣٥ ، ١٩٥٣) بالسنترومير المنتشر • وبالرغم من أن طبيعة التركيب البنائى له غير معروفة فان الحركة الانفصالية تحدث بطريقة تدل على أن جميع سطح الكروموسوم المواجه للقطب قد اكتسب الوظيفة السنتروميرية مما يجعل الكروموسومات تتحرك نحو القطب بحالة متوازية (شكل ٥ ــ ٢) • ومن الصعب تصور التركيب البنائى لمثل هذا السنترومير ، ومع ذلك فان صحة التفسير المنتشر لا تتبين فقط من تعدد الألياف الكروموسومية التى تصل كل كروموسوم بالقطبين ولكن من الحقيقة بأنه عند انفصام الكروموسومات باستخدام أشعة X فان كل كسرة كروموسومية ، بغض النظر عن حجمها ، تنقسم ويذهب جزء منها الى القطبين بانتظام فى الدور الانفصالى وذلك خلال عدد كبير من الدورات الانقسامية للخلايا (هيوز ــ شريدر وريس ١٩٤١ ، ريس ١٩٤٢ ، هيوز ــ شريدر ١٩٤٨) •

ولقد وصف بيزا (١٩٣٩) فى العقرب تيتيوس باهيانسيس سلوكا للسنترومير مشابها لما ذكر الى حد ما ، الذى اعتبر أن كل كروموسوم به سنترومير طرفى بكل نهاية · وهناك سبب للاعتقاد بأن الكروموسومات فى هذا الكائن عديدة السنتروميرات وليست ثنائيتها كما أنها ليست من حالات السنترومير المنتشر ، وذلك لأن الأنواع القريبة من هذا النوع تحتوى على كروموسومات صغيرة عديدة ، لا على عدد قليل من الكروموسومات الكبيرة · وكذلك فان استحداث انفصامات بأشعة X يعطى كسرات هى نسخ من الكروموسومات الكبيرةولاتختلف عنها الا فى صغر الحجم ، فى حين اننا نتوقع الحصول على كسرتين عصويتين فى حالة وجود سنتروميرين طرفيين (رودز وكير ١٩٤٩) · فالكروموسومات فى تيتيوس (العقرب) أقرب فى مقارنتها بالطراز العديد السنترومير الموجود فى النسيج التوالدى فى الاسكارس ميجالوسفالا منها للسنترومير المنتشر فى الهيمبرا (نصفية الجناح) ·

وقد وجدت سنتروميرات غير محددة أيضا فى نبات الليزيولا بربوريا من العائلة (جانكاسى) (مالهيروس ، ودى كاسترو ، كامارا ١٩٤٧ ، واسترجرن ١٩٤٩ وبراون ١٩٥٤) وفى بعض الأنواع المعينة من الفطروالطحالب والحزازيات (فاراما ١٩٥٤) وليس هناك رأى قاطع فيما يتعلق بطراز السنترومير وهل هو عديد أو منتشر · ويميل رودز وكير الى اعتبار أن الطراز العديد السنترومير هو أكثر احتمالا · غير أن استرجرن قد صور هذا النوع من السنترومير فى مناقشة نظرية ، على أنه شريط من مادة تمتلك خاصيات حركية ، يمتد على طول الكروموسوم · ويواجه هذا الشريط الحركى دائما القطبين ، وذلك حتى فى حالة الحلزنة فى الدور الاستوائى ويكون هذا الشريط الألياف الكروموسومية أو يتصل بها ومن الصعب تصور نظام أو تركيب بنائى يسمح بمثل هذا السلوك ·

وقد اعتبر فاراما أن السنترومير المنتشر يمثل الطراز البدائى الذى نشأ منه السنترومير المحدد · وربما كان مثل هذا الفرض ، على أساس الميكانيكيات البسيطة ، منطقيا ، حيث انهيمثل نوعا من الاقتصاد الخلوى من حيث انه جهاز متخصص يقوم بوظيفة معينة ، غير أن الوجود المبعثر لحالات السنترومير المنتشر فى أنواع متباعدة جدا وكذلك الحقيقة الواضحة بأن حشرات الهيمبترا وصور مثل الليزيولا تنبع من صور أكثر بدائية ذات سنتروميرات محددة تنبىء بأننا نواجه هنا حالة مشتقة وليس جهازا

بدائيا • ويزيد فى تدعيم هذا الرأى ما يلاحظ من أنه فى الأنواع التى كالذرة والراى قد وجد أن مناطق أخرى من الكروموسومات ، وبصفة خاصة العقد فى الذرة ونهايات الكروموسومات فى الراى قد تكتسب خاصة السنترومير النموذجية مما ينبىء بامكان تطور المناطق الأخرى فى هذا الاتجاه • فاذا ما اكتسبت جميع الكروموميرات هذه الخاصية نتج عن ذلك حالة السنترومير المنتشر • وقد افترض شريدر (١٩٤٧) احتمال وجود طرز انتقالية تعبر الفجوة الموجودة بين السنترومير المنتشر والسنترومير المحدد ولكن لم تعرف للآن هذه الطرز على وجه التأكيد • الا اذا اعتبرنا أن الموقف فى الذرة والراى يمثل هذه الحالات •

ويعتبر الطراز الكروموسومى العديد السنترومير الموجود فى اسكارس ميجالوسفالا فريدا فى أنه مقصور على الخلايا التى تنتهى بتكوين النسيج التوالدى • ففى الصنف يونيفالنس أوضح بوفرى أن الكروموسومين الكبيرين فى الخلايا الجسمية تجرى بهما عملية اختزال فى الحجم حيث يفقدان نهايتهما الشديدة الاصطباغ • ويصحب اختزال الكروماتين انفصام الجزء الوسطى للكروموسومين الكبيرين الى كروموسومات عديدة صغيرة تحتفظ بشخصيتها وفرديتها خلال باقى الانقسامات الجسمية • ولابد من أن يكون احتفاظ الكروموسومات العديدة السنترومير بحالتهما فى النسيج التوالدى يتعين بالبيئة السيتوبلازمية التى تقع فيها • ويبدو أن هذه الحالة ، اذا صح تفسير الطراز الكروموسومى فى العقرب كعديد للسنترومير ، قد استتبت فى كلا النسيجين التوالدى والجسمى •

الاختناقات الثانوية

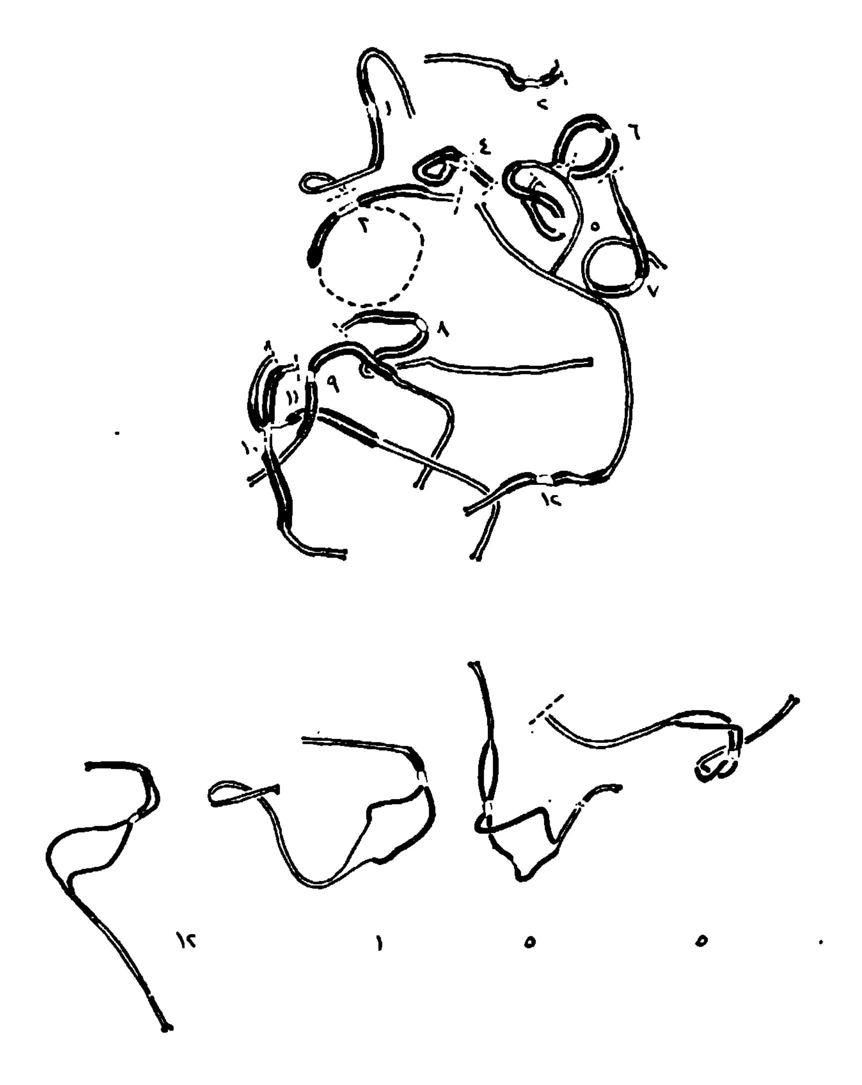
عموما ، تنشأ الاختناقات الثانوية التى ترى فى كروموسومات الدور الاستوائى الميتوزى نتيجة لتكوين النوية (هايتز ١٩٣١) • وتتضاءل النوية فى الحجم خلال الدور التمهيدى لتنفصل فى النهاية من الكروموسومات وتختفى فى السيتوبلازم ويوسم موقعها على الكروموسوم ببقاء المسافة التى كانت تحتلها سابقا فى حالة عدم تكاثف أو اصطباغ خفيف • وما التابع الا مجرد الجزء المتبقى من الكروموسوم بعد الاختناق من جهة الطرف • وتتكون النوية ثانية عند المنطقة نفسها أثناء اعادة تنظيم النواة فى الدور النهائى • ولذلك فان هذه الاختناقات أو الأجزاء المجاورة ما هى الا مناطق خاصة أخذت

على عاتقها القيام بوظيفة معينة ٠

والظاهر أن التركيب البنائى لهذه المنطقة يختلف من كائن الى آخر ٠ وأحسن ما يرى فى الدور الضام عندما تكون النوية كبيرة والمناطق المنظمة للنوية كما فى الذرة (شكل ٢ – ١٤) والمديولافرجينيانا (ستيوارت وبامفورد ١٩٤٢) والطماطم (شكل ٥ – ١٣) ، يرتبط كل منها بمنطقة هتروبكنوزية (مخالفة فى التكاثف) كبيرة ٠ ولا يظهربنفس الكروموسومات عند الدور الاستوائى الميتوزى سوى الاختناق ، حيث يختلط المنظم النوبى بباقى الكروموسوم دون امكان تمييزه ٠ ولا توجد فى البوليجاناتم (ثرمان – سواماليندن ١٩٤٩) ، وكذلك فى عدد من الكائنات الأخرى (كاوفمان١٩٤٨) مثل هذه العقد الداكنة الاصطباغ وليس من المؤكد اذا ما كانت النويات تكونها المنطقة الكرومونيمانية داخل الاختناق أو الأجزاء المجاورة ٠

وقد بينت ماكلنتوك بصفة قاطعة أن العقدة الهتروبكنوزية هى المنظم النويى حيث انه عند فصم العقدة ، باستعمال أشعة X الى جزأين غير متساويين أمكن بيان أن كلا من الجزأين له القدرة على تكوين نوية ، مع تكوين الجزء الأصغر للنوية الأكبر ٠ غير أنه عند احتواء نواة البوغ الصغير على واحد فقط من الجزأين المنفصمين تتكون نوية وافية الحجم مما يدل على أنه فى حين قد أمكن لمنظم واحد أن يجمع كل المواد النويية فى عضو واحد فانهما عند وجود منظمين داخل نواة واحدة يتنافسان فى تجميع المواد الموجودة ٠ وقد كشف اختلاف حجم النويات عن أن المنظم السليم عبارة عن عضو مركب تتمتع أجزاؤه بمعدلات متباينة للتفاعل التنظيمى ٠ وعند عدم وجود منظم ظهر أن كل كروموسوم قد كون قطرات شبيهة بالنويات مستمدة من المادة المغلفة ٠

أما عن بيان وجود تنافس بين المنظمات النويية فى تجميع المواد المتوافرة فقد أمكن نافاشين (١٩٣٤) بيانه بطريقة بديعة ، حيث انه عند تهجين بعض أنواع الكريباس المعينة الواحد منها بالآخر فان التوابع المستمدة من أحد الأبوين تختفى فى الجيل الأول الهجين F_1 والظاهر أن النشاط التنافسى للمنظمات النويية للأنواع المختلفة تتباين فى قوتها ٠ فيأخذ المنظم الأقوى على عاتقه القيام بكامل النشاط النويى فى الخلية ٠ ولا يتكون اختناق بالكروموسوم الذى يحوى المنظم غير العامل مع غياب النوية كما يتغير



شكل ٥ ـ ١٣ : كروموسومات الطماطم فى الدور التمهيدى الاول الميوزى · (أعلى) نواة فى الدور الضام تبين تميز الكروموسومات الى مناطق كثيفة الاصطباغ وخفيفته · وتظهر فى بعض الكروموسومات الكروموميرات الطرفية · الخط المنقوط الذى ينتهى به بعض الكروموسومات يدل على أن هذا الكروموسوم بالذات لا يمكن تتبعه على مدى طوله الكامل · وترتبط النوية بالذراع القصيرة للكروموسوم الثالث ، ولكن من غير الواضح فى أى منأجزاء الذراع القصيرة وجود المنظم النويى (أسفل) أربعة أزواج كروموسومية ميوزية فى الدور التزاوجى المتأخر تبين أن السنتروميرات والمناطق الخفيفة الاصطباغ تتزاوج أولا ، بينما تتزاوج المناطق الكثيفة الاصطباغ فى الدور الضام فقط ، كما يرى أعلاه ·

شكله المورفولوجى فى الدور الاستوائى • فيحتوى الكريباس كابيللاريس مثلا على منظم قوى يكبت نشاط منظمات الأنواع البينا ونجلكتا وتكتورم وديوسكوريدس فى هجنة النوعية مع كل منها • وبالتالى يكبت منظم نوع بافيفلورا منظم نوع كابيللاريس ولكن يتعادل الثانى مع قوة منظم نوع سيتوزا فيكون كل منهما نوية مختزلة الحجم عندما يجتمعان فى نفس الخلية • ومن الممكن بهذه الطريقة بيان سلسلة بديعة التدرج لقوى المنظمات وكذلك بيان امكان استعادة المنظم غير العامل لنشاطه بمجرد نقله الى بيئة أخرى أكثر توافقا معه •

وكثيرا ما تصور منطقة الاختناق بقطعها خيطا كروماتينيا ولكن يبدو الآن من دراسات ستيوارت وبامفورد (١٩٤٣) أن ما يعرف « بالاختناق » ما هو الا صورة غير حقيقية ، على الأقل فى بعض الكائنات ، حيث أن قطر هذه المنطقة لا يقل عن قطر باقى الكروموسوم • وقد تمت نفس المشاهدات فى البوليجوناتم (ثرمان ـ سواماليين ١٩٤٩) • ومن الواضح جدا أيضا أن هذه مناطق ضعف حيثما وجدت • فقد وجدت انحناءات كثيرة وبعض الانفصامات عند الاختناقات الثانوية فى البوليجوناتم • هذا الى جانب تباين كبير فى طول المنطقة • وبسبب هذه الخصائص قد فرض ثرمان ـ سو مالينين وكذلك رزنده (١٩٤٠) أن هذه الاختناقات ذات تركيب حلزونى يشابه باقى الكروموسوم غير أن الكروماتين الموجود بها يعرض هتروبكنوزية سلبية •

وبالاضافة الى هذه الاختناقات المرتبطة بتكوين النويات قد شوهدت اختناقات أخرى فى شتى النباتات والحيوانات ، تمثل تباينا فى الحلزنة أو فى محتوى الحامض النووى أو مجرد نقطة ضعف (كاوفمان ١٩٤٨) • ولقد درس الاختناق الموجود فى الذراع اليسرى للكروموسوم الثانى للدروسوفلا ميلانوجاستر دراسة مستفيضة (كاوفمان ١٩٣٤ ، هنتون ١٩٤٢) • ويظهر أن الاختناق عبارة عن منطقة يعبرها خيط كروماتينى رفيع جدا ومشدود • وفى الدور التمهيدى قد يفصل جزءا الكروموسوم جميع عرض النواة الا أنه فى الدور الاستوائى تكون هذه المسافة قصيرة نسبيا • ولا يعرف اذا كان انكماش هذا الخيط الرفيع قد تم عن طريق الحلزنة أو عن طريق وسيلة أخرى للانكماش •

وقد امكن استحداث اختناقلت ثانوية أخرى باستخدام درجات الحرارة المنخفضة وقد افترض دارلنجتون ولاكور (١٩٣٨ ، ١٩٤٠) وهما أول من بين هذه الظاهرة فى التريليوم أن هذه المناطق مراكز للهتروكروماتين وهى لا يمكنها تحت هذه الظروف تخليق الحامض النووى بنفس كفاءة اليوكروماتين المجاور • ونتيجة لذلك تظهر المقاطع المخالفة سلبية الهتروبكنوزية أى كمناطق خفيفة الاصطباغ وتنشأ عن ذلك فجوات تبدو كاختناقات • وسنبحث هذا الموضوع بحثا أعم فى جزء قادم من هذا الباب •

الحبيبة الطرفية

ينتهى الكروموسوم عند كل من طرفيه بجسم يعرف « بالحبيبة الطرفية » وهو اصطلاح وضعه موللر (١٩٣٨) للدلالة على فرادة هذا الجزء من الكروموسوم ولا تقبع هذه الفرادة فى أى خاصية مورفولوجية معينة واضحة الرؤية حيث ان نهايات الكروموسومات تتباين كثيرا فى مظهرها • فالكروموسومات الميوزية للطماطم مثلا (شكل ٥ ــ ١٣) تنتهى جميعا بحبيبات طرفية مميزة (تيلوكرومومير طبقا لتسمية براون ١٩٤٩) فى حين أن كروموسومات الشيلم (الرأى) أو الاجابانثاس أو الذرة الرفيعة تستدق الى نهايات شبحية (شكل ٥ ــ ١٢) وتنتهى الكروموسومات الميتوزية للأنواع الأربعة بطريقة متماثلة فلا تعرض أى منها خصائص تركيبية خاصة •

وتنحصر فرادة الحبيبة الطرفية فى سلوكها المميز حيث ان النهاية السليمة للكروموسوم لا تشترك فى التحامات ثابتة مع باقى أجزاء الكروموسوم كما أن فقد الحبيبة الطرفية يضفى عدم استقرار للكروموسوم الذى كانت تتصل به • ويعزى عدم الاستقرار هذا الى الحقيقة بأن الأطراف الحديثة الانفصام من الكروموسوم تكون فى حالة عدم تشبع أى انها تتحد مع الأطراف المنفصمة للكروموسومات الأخرى أو اذا كان الكروموسوم مزدوجا طوليا فان الطرفين المنفصمين للكروموسوم يلتحم أحدهما بالآخر • وقد تلتئم أحيانا أطراف الكروموسومات المنفصمة ثم تحذو سلوك وتركيب الحبيبة الطرفية • غير أن جميع الأدلة التجريبية عن الكروموسومات المنفصمة تدل على أن هذه الظاهرة نادرة نسبيا •

وتتميز أيضا الحبيبات الطرفية بأنواع أخرى من السلوك ، فعن

طريق انجذابها الى الغشاء النووى بالقرب من السنتروسوم ، يؤدى هذا الى استقطاب واضح للكروموسومات (مرحلة الباقة) خلال الدور التمهيدى الميوزى (هيوز ــ شريدر ١٩٤٣) وفى نفس المرحلة من الانقسام . فى ذبابة الهابروبوجون . يبدو أن هناك تجاذبا بين السنتروميرات والحبيبات الطرفية (ريباندز ١٩٤١) . كما يبدو أنه يمكن للحبيبات الطرفية فى الشيلم أن تقوم بوظيفة السنتروميرات • كما لوحظ أن الحبيبات الطرفية قد تعرض كلا النوعين من التزاوج (التلاصق) النظيرى وغير النظيرى • أما طراز التزاوج من نوع « اللمس ثم الافتراق » الذى وصفه شريدر (١٩٤٠) فهو من النوع النظيرى فى حين أن التلاصق الطرفى للحبيبات الطرفية فى كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا فيبدو أنه غيرنظيرى على الرغم من أنه فى نفس الوقت غير عشوائى (هنتون ١٩٤٦ ، ووارترز وجريفين ١٩٥٠) • ومن الصعب القول بما تعنيه هذه المشاهدات المختلفة من نوعية وتناظر بين الأجزاء ولكنها تفيد فقط فى تأكيد فرادة الحبيبة الطرفية كجزء تركيبى فى بناء الكروموسوم •

سبقت الاشارة الى أن الحبيبات الطرفية لا تلتحم بصفة دائمة مع الحبيبات الطرفية الأخرى أو مع الأجزاء الأخرى من الكروموسوم ، غير أنه يوجد استثناء واحد لذلك ، اذا اعتبر استثناء ، فالكروموسومات المركبة الموجودة فى النسيج التوالدى للدودة الأسطوانية الاسكارس تتكون من عدد من الكروموسومات الصغيرة تتحد نهاية كل منها بنهاية الآخر (حبيبةطرفية بحبيبة طرفية) ولا تنقسم هذه الكروموسومات المركبة الى الأجزاء المكونة لها الا فى الخلايا الجسمية •

اليوكروماتين والهتروكروماتين

كثيرا ما ذكرت الحقيقة بأن الكروموسومات تتكون من نوعين من الكروماتين : اليوكروماتين والهتروكروماتين (شكلا ٢ ــ ١٤ و ٥ ــ ١٣) • ويحتوى النوع الأول على طراز الجينات التى تعرض السلوك المندلى (نتمندل) بينما يعتبر الأخير عموما خاليا من الجينات بمعناها المعتاد •

وقد أجرى أول تمييز بين النوعين على أساس سيتولوجى حيث

اصطبغت كروموسومات معينة أو أجزاء من كروموسومات . فى نويات الدور البينى أو الدور التمهيدى بشدة فى حين أن الكروموسومات الأخرى فى نفس الخلية قد أصطبغت بخفة أو لم تصطبغ بتاتا • وقد وصف هايتز (١٩٢٨ ، ١٩٢٩) لأول مرة هذا الكروماتين المبكر فى تفاعله فى الجزيئات الكبدية وأفرد لها الكلمة هتروكروماتين (الكروماتين المخالف أو المغاير) ليأخذ مكان المصطلح الأول بروكروموسوم (بادى الكروموسوم) وفى حالات التكاثف المتباين فى جزء من الكروموسوم فقط فان هذه الأجزاء أما أن تكون مستطرفة الموقع واما أن تكون مجاورة للسنترومير مباشرة • ففى كروموسومات الدروسيرا نجد أن الأطراف هتروكروماتينية فى حين أنها فى الدروسوفلا والفول والأنوثيرا والطماطم فى المناطق السنتروميرية • وفى الحالات التىتكون فيها الكروموسوم بأكملها هتروكروماتينية فانها تكون عادة الكروموسومات المتصلة بالجنس مثل كروموسومات Y فى كثير من الحشرات وكروموسومات X فى أنواع كالدروسوفلا ميلانوجاستر وهى حقيقة جعلت الباحثين الأول يعتقدون أن للهتروكروماتين علاقة بالجنس (هيتز ١٩٢٨) • وليس من الممكن تمييز مثل هذه الكروموسومات ، أو أجزاء الكروموسومات من الأخرى اليوكروماتينية فى الدور الاستوائى • غير أنه فى بعض الكائنات مثل النطاط ميكوستيثص فان كروموسوم X قد يعرض هتروبكنوزية سلبية فيكون أقل اصطباغا من الأوتوسومات (هوايت ١٩٣٦) • ويظهر أن الفرق بين اليوكروماتين والهتروكروماتين من الناحية الكيميائية كمى وليس نوعيا حيث أن الأخير يكون « مغلفا » نوعا ما باستمرار وبكثافة بالحامض النووى فى حين أن الأول يختلف فى ذلك مع دورة الخلية • وقد بين كولمان (١٩٤٣) فيما يتعلق بالكروموسوم X فى مستقيمة الأجنحة أن التكاثف المتباين هو نتيجة لحلزنة الكرومونيمات بحالة وثيقة فى الوقت الذى تكون فيه الاوتوسومات غير محلزنة نسبيا • وقد قبل ريس (١٩٤٥) هذا الرأى ومده ليشمل جميع المقاطع الكروماتينية المتباينة الاصطباغ • وعلى هذا يمكن أن يعزى الفرق بين الطرازين الى تباين تفاعلى فى الحلزنة بدلا من تباين فى كميات الحامض النووى •

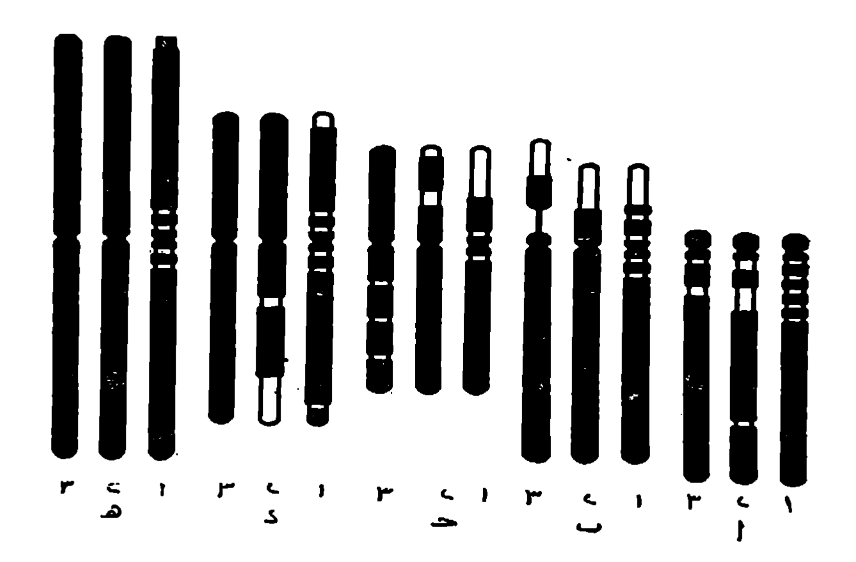
وقد تبين أن الرأى المبكر فى أن الهتروكروماتين غير فعال وراثيا ، لم يكن الا مبالغة فى تبسيط الموضوع ، حيث لا يمكن بكل تأكيد اعتبار الكروموسوم X فى مستقيمة الأجنحة خاليا من التأثير الوراثى ، وحتى الكروموسوم Y فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، فبالرغم من أنه وراثيا

غير فعال باستثناء بعض أليلات الجين قصير الاشواك (ff) الذى يحمله ، فان هذا الكروموسوم ضرورى لخصوبة الذكر ويميل عند وجوده فى الأنثى الى تثبيت جينات معينة غير مستقرة (شولتز ١٩٤٧) . ولقد استبدل تدريجيا الرأى الخاص بعدم الفعالية بآراء أخرى تعتبر أن للهتروكروماتين شأنا اما فى الأيض الكروموسومى واما فى تعديل العمليات التى تحكمها الجينات اليوكروماتينية (مآذر ١٩٤٤ وبونتكورفو ١٩٤٤) أو فى تخليق الحامض النووى أو فى نقل الطاقة أو المواد عند الأغشية النويية أو النووية (فاندرلين ١٩٤٩ وهاناه ١٩٥١) . وحيث أن هذا الموضوع يتشابك تماما مع العلاقات بين الجين والكروموسوم فان مناقشته على وجه أوسع ستؤجل الى باب قادم .

من الممكن بيان أن الهتروكروماتين مختلف مورفولوجيا عن اليوكروماتين وذلك تحت مختلف الظروف الطبيعية والتجريبية . فتعرض نويات الدور البينى الميتوزية هتروكروماتينا من النوع ألفا لهايتز . وفى الكروموسومات الميتوزية فى الدور الاستوائى فى الدروسوفلا ميلانوجاستر لا يمكن بسهولة ادراك فروق ولكن نجد فى نويات الغدد اللعابية أن ثلث الكروموسوم X القريب من السنترومير وجميع الكروموسوم Y والمناطق السنتروميرية للكروموسومين الثانى والثالث كما يقدر من طولها الميتوزى ، قد اختزل فى كتلة مشتركة هى الكروموسنتر أو المجمع الذى يمكن تمييز عدد قليل نسبيا من الشرائط الضئيلة الصبغة بها (هتروكروماتين بيتا لهايتز) . وهناك نوع ثالث من الهتروكروماتين هو المفروض وجوده فى يوكروماتين كروموسومات الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث يوجد على هيئة شرائط فردية أو على هيئة كتل من المادة . وهو لا يمكن تمييزه سيتولوجيا من اليوكروماتين ولكن يستنتج وجوده من الحقيقة فى أنه يسلك سلوكا مشابها لهتروكروماتين بيتا فى عرض معدل عال للانفصام عند تعريضه لأشعة X ولزوجة وتلاصق مع مناطق هتروكروماتينية معروفة ، ومقدرة على اضفاء تباين فى التعبير المظهرى للجينات اليوكروماتينية (هاناه ١٩٥١) .

وقد أمكن بيان أن تباين اصطباغ الهتروكروماتين فى كروموسومات الغدد اللعابية يتوقف على موضعه فى الكروموسوم وكذلك على البيئة النووية العامة (شولتز ١٩٤١) . وفى الدروسوفلا باليدبينيس تظهر بعض شرائط كروموسومات الغدد اللعابية يوكروماتينية فى بعض الخلايا وهتروكروماتينية فى البعض الآخر (دوبزانسكى ١٩٤٤) . كما بين أيضا جايتلر (١٩٣٩)

أن الكروموسوم X فى راكب الماء « جيريس » يظهر فى الخلايا الجسمية اما يوكروماتينى أو هتروكروماتينى ٠ وقد وجدت حالة مماثلة لمجموعة كروموسومية أحادية كاملة (شريدر ١٩٢٩ ، هيوز ـ شريدر ١٩٣٥)



شكل ٥ ـ ١٤ : تمثيل تخطيطى متناسب لحجم وموضع المناطق المخالفة فى الاصطباغ (هتروكروماتين) فى الكروموسومات الخمس الميتوزية فى المجموعة الأحادية للتريليوم عندما يجرى الانقسام الميتوزى على درجات منخفضة للحرارة ٠ (١) ت ٠ أريكتم (٢) ت ٠ جرانديفلورم (٣) ت ٠ أنديولاتم ٠ وتدل الحروف على الكروموسومات المختلفة فى المجموعة الأحادية المناطق المخططة عرضيا تظهر نادرا فقط ، وذلك حتى تحت ظروف الحرارة المنخفضة ٠

وعلى ذلك فان الهتروكروماتين يبدو أشد تباينا الى درجة كبيرة فى تعبيره السيتولوجى من اليوكروماتين ٠ وقد اتضح هذا من الدراسات التجريبية ، فالمعاملات الطويلة بالبرودة (صفر م) للخلايا الميتوزية كشفت فى التريليوم عن مقاطع هتروكروماتينية لا يمكن اكتشافها طبيعيا (شكل ٥ ـ ١٤) (دارلنجتون ، لاكور ١٩٣٨ ، ١٩٤٠ ، وكالان ١٩٤٢ ، ويلسون بوثرويد ١٩٤١ ، ١٩٤٤) ٠ وقد فسر دارلنجتون ولاكور هذه الظاهرة بأن فرضا أن كميات الحامض النووى التى تتكون على درجات الحرارة المنخفضة تصل الى حدها الأدنى وأن اليوكروماتين يكون أكثر نجاحا فى التنافس فى الحصول عليه تاركا بذلك الهتروكروماتين ناقص الشحنة منه ٠ غير أن

ويلسون وبوثرويد اعتبرا أن التباين فى التعبير ، وهو غير ثابت من خلية الى أخرى ، يتعلق بدرجة الحلزنة حيث أن الهتروكروماتين يوجد فى حالة أقل انكماشا من اليوكروماتين ولا يمكن بسهولة تقرير ما اذا كان هذا التباين فى الانكماش له اتصال بالتغير فى علاقات الحامض النووى • غير أن ليفان (١٩٤٦) بين أنه من الممكن اكتشاف الهتروكروماتين فى كروموسومات الدورين الاستوائى والانفصالى فى البصل عن طريق تباين الاصطبـــاغ ويستخدم التكنيك معاملات سبقية لتثبيت الاطراف الجذرية بمحلول ٠٠٥ر٠ نترات الزئبقيك • وهذا ينبىء عن وجود اختلاف فى التركيب الكيميائى بين الهتروكروماتين واليوكروماتين •

طرز خاصة من الكروموسومات

كانت المناقشة السالفة فيما عدا قليل من الاستثناءات ، تتــعلق بمورفولوجيا طراز الكروموسوم الذى نشاهده عادة فى الخلايا الميتوزية أو الميوزية • غير أنه مازالت توجد صور أخرى لنفس هذه الكروموسومات وكذلك لكروموسومات اضافية مجهولة الاصل • ومن هذه الكروموسومات المركبة التى توجد فى النسيج التوالدى للأسكارس وقد سبق ذكرها • وليس هناك حاجة الى مزيد من المناقشة الا بعد معالجة موضوع استبعاد الكروماتين فى باب قادم • أما الكروموسومات الفرشـائية فى الخلايا الأميـة البيضيـة للحيوانات الفقارية ، والكروموسومات العملاقية فى خلايا الغدد اللعابية فى ذات الجناحين ، والكروموسومات الاضافية التى توجد فى كلتــا المملكتــين النباتية والحيوانية ، فان هذه جميعا تتطلب معالجة تفصيلية •

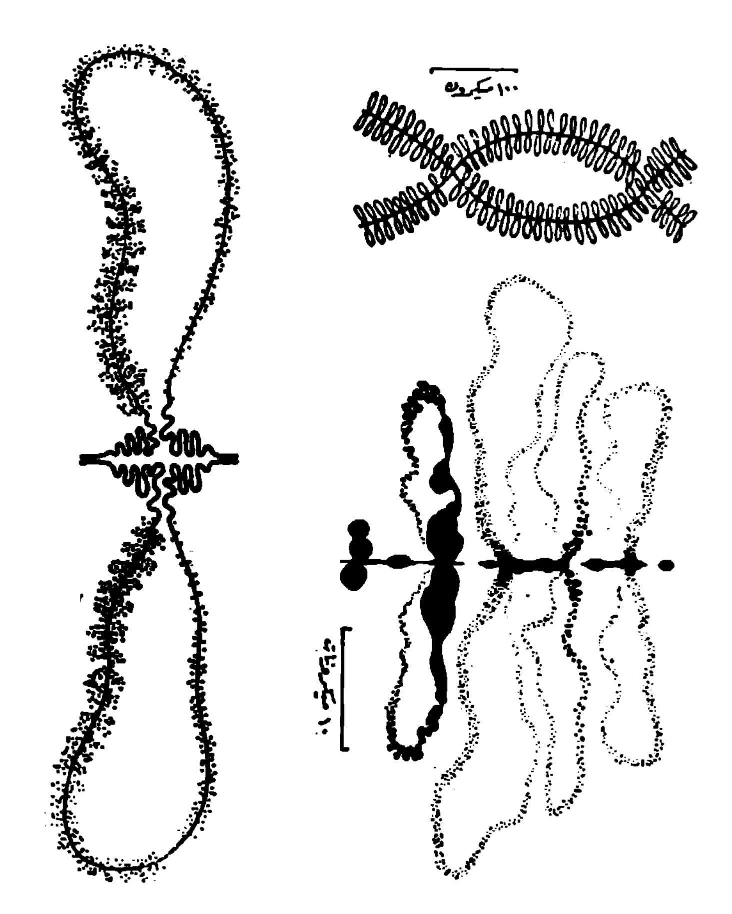
الكروموسومات الفرشائية

تعطى الكروموسومات الميتوزية فى جميع مجموعــة الحيوانات الفقارية عند فحصها فى الخلايا التى يجرى بها الانقسام الصورة السيتولوجية العادية (لمراجعة مستفيضة انظر ماتاى ١٩٤٩) • ولكن فى الخلايا الأمية البيضية التى فى مرحلة التكوين فى الحيوانات الفقارية والتى يكون فيها البيض ملء بالمح يجرى تغير ملحوظ بنفس الكروموسومات خلال الدور الانفراجى يتميز

بزيادة فائقة فى الطول وفى مظهر الشعيرات أو الثنيات الجانبية المشععة والتى تبدو كأنها ناشئة من الكروموميرات (شكلا ٥ ــ ١٥ ، ٥ ــ ١٦) • وقد توجد كروموسومات من طبيعة مماثلة فى الخلايا الامية للاســبرمات لبعض الحيوانات اللافقارية (ريس ١٩٤٥) • ولكن أحسن دراسة لهذه الكروموسومات كانت فى سمك القرش وفى الطيور وفى البرمائيات (دوريى ١٩٤١ ، ١٩٥٠ ، وجول ١٩٥٢ ، ١٩٥٤ ، ١٩٥٦ ، والفرت ١٩٥٤) • ففى الضفدعة مثلا وفى المرحلة التى يقارب فيها حجم البيضة أثناء نموها النصف ، يمكن تمييز أزواج الكروموسومات الثلاثة عشر كل على حدة ، فيعرض كل زوج منها عددا ثابتا نسبيا من الكيازمات ، وطابعا خاصا مميزا للكروموميرات ولكن ليس بالضرورة ثابتا ، وطولا ثابتا نوعا ما • وفى هذا النوع بالذات قد تبقى أزواج الكروموسومات فى هذا الاتحاد التلاصقى لمدة سنة أو أكثر تبلغ فيها عند وقت أقصى الامتداد طولا هائلا يتراوح من ٨٠٠ الى ١٠٠٠ ميكرون للكروموسوم • أما فى السلامندر فان أزواج الكروموسومات الاحدى عشرة تتراوح من ٣٥٠ الى ٨٠٠ ميكرون فى الطول ومجموع كلى يبلغ ٥٩٠٠ ميكرون عند فترة أقصى الامتداد (جول ١٩٥٤) • فهى على ذلك تصبح أطول ثلاث مرات تقريبا من أطول كروموسومات للغدد اللعابية فى ذات الجناحين •

وتبعا لدوريى ، فان كل كروموسوم يشبه أسطوانة مفردة من البلاستيك حيث ترقد فيها الحبيبات الصبغية فى مواقع معينة • ويبلغ عدد هــذه الحبيبات فى الوحدة الثنائية من ١٥٠ الى ٢٠٠ وهى عموما مزدوجة الا أنها ليست دائما كذلك • ويوجد حجمان من الحبيبات ، الأصغر وهو الكروميولات والأكبر وهو الكروموميرات ، وهذه الأخيرة تكون بيضية المظهر كما لو كانت مضغوطة داخل مادة مغلفة • وهذه الأخيرة أيضا هى التى تخرج منها الثنيات الجانبية لتعطى مظهر فرشاة المصباح المميز لها •

وتدل دراسة الخلية الأمية البيضية النامية على أن الثنيات تزداد فى العدد وفى الحجم وتصل الى حدها الأقصى فى الدور الانفراجى ثم تتناقص وتختفى مع تقدم الانقسام الميوزى نحو الدور الاستوائى • وينشــأ من الكروموميرة الواحدة من واحدة الى تسع ثنيات ، ومـع أن طـول كل الثنيات يتباين فيما بينها فان متوسط طول الواحدة منها فى الضفدعة ٩٫٥ ميكرونات، بينما الموجود منها فى السلامندر أطول من ذلك حيث يصل البعض منهــا الى ٢٠٠ ميكرون • وقد يحدث نقص فى عدد الثنيات عن طريق انحلالهــا وليس عن طريق امتصاصها ثانية داخل الكروموميرات • وعلى هــذا الأساس



شكل ٥ ـ ١٥ : تمثيل تخطيطى للكروموسومات الفرشائية فى السلامندر ، تريتيورس فريدتيسنس • (أعلى الى اليمين) وحدة ثنائية يصل الكروموسومان النظيران عن طريق كيازمتين وتبين ترتيب الثنيات فى أزواج • (أسفل الى اليمين) منظر نصف تخطيطى لجزء من كروموسوم مفرد يبين التباين الموجود فى مورفولوجيا الثنيات والكروموسومات • ويلاحظ أن الثنية فى تركيبها تكون دائما أكثر كثافة فى جانب منها عن الجانب الآخر • (الى اليسار) التركيب البنائى العرضى للكروموميرات وثنياتها المتصلة بها (جول ١٩٥٦) •

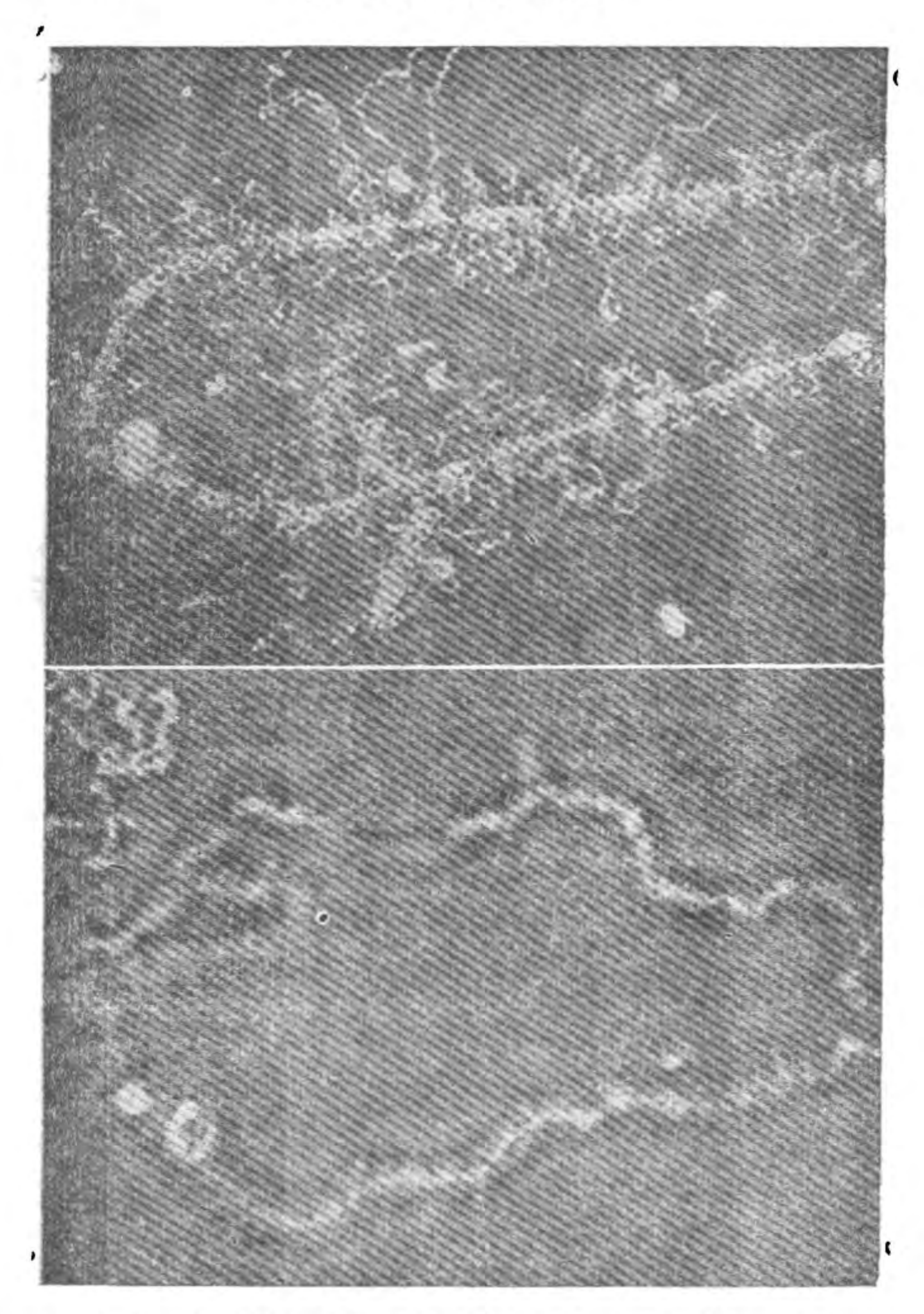
تعتبر الثنيات أنها مواد كروماتينية ، تخلقها الكروموميرات لتستخدمها فيما بعـد الخليـة الأميـة البيضية الناميـة وليسـت أجـزاء أسـاسية من الكرومونيمات مرسلة فى صورة حلزون كبير ، كما اقترح ريس (١٩٤٥) • ونظـرية دوريى الفرضيـة ، عن التخليق الجانبى ، تؤيدها الحقيقة بأن مط الكروموسومات بوساطة المعالجة المجهرية بالابر أو انكماشها عن طريق ايونات الكالسيوم ، لا يتسبب الا فى اختفاء الثنيات أو قلقلتها • وكذلك فان انحلال

الثنيات الى حبيبات ملونة باستعمال مختلف من المواد لا يؤثر فى سلامة الكرومونيمات • غير أن جول (١٩٥٦) قد بين عن طريق المجهر الالكترونى وبوجه قاطع أن الثنيات جزء من الكرومونيمات وأن اختفاءها الظاهرى يعزى الى أنها تتخلص قبل الانكماش من تغليفها بالحامض النووى • ونتيجة لذلك يجب أن يقاس طول الكروموسوم المفرد بما فيـه الثنيات بالمليمترات وليس بالميكرونات •

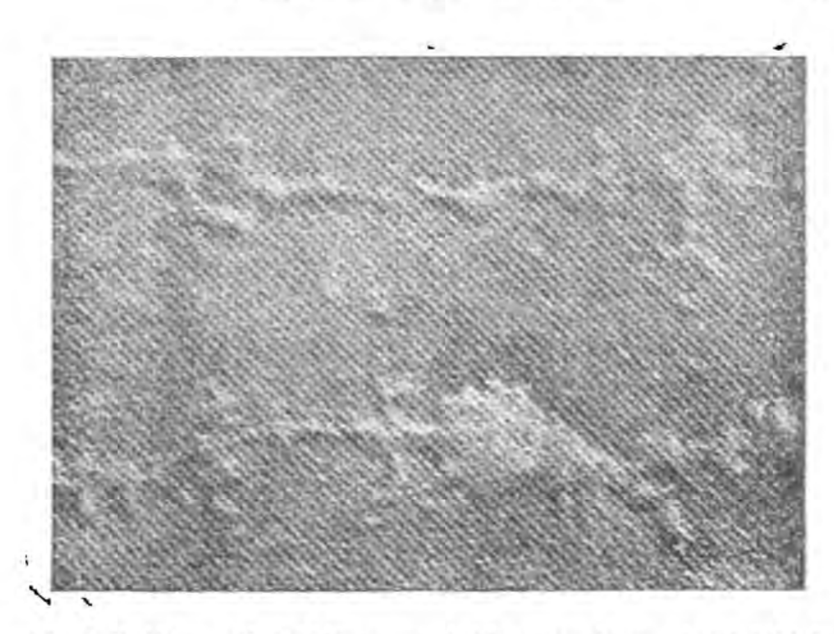
ويظهر أن كل واحد من الكروموسومات الفرشائية فى الخليـة الأميـة البيضـة للبرمائيات يتكون من كرومونيما واحـدة بالرغم من أن الحقيقـة الواقعة بوجود كيازمات تنبىء بازدواج أساسى للتركيب • وبالرغم من أن جول (١٩٥٤) قد اقترح نظاما يمكن أن تنشأ به الكيازمات بين النظيرين غير المنشقين ، وهكذا لا يحدث تعارض مع الدليل المشاهد . فان دراساته بالمجهر الالكترونى تدل بوضوح على أن الكروموسوم منشق (جول ١٩٥٦) •

وتتمتع الكروموسومات برجوعية ملحوظة حيث انه من الممكن ، فى الحالة الحية وباستعمال الابر المجهرية ، مط الكروموسومات بما يعادل طولها الأصلى عدة مرات قبل أن تنقطع . وعند الكف عن الشد تستعيد ثانية طولها الطبيعى دون أى امتداد • وفى احدى الحالات . شد نفس الكروموسوم ١٢٥ من المرات الى أكثر من ١٠٠٪ من طوله الاسترخائى دون حدوث انفصام أو تغير فى التركيب • كما أمكن أيضا ، بوسائل كيميائية ، جعل الكروموسومات تنكمش الى خمس طولها العادى وذلك دون مشاهدة طيات حلزونية مرئية يمكن بها تعليل استطالتها أو انكماشها • وخلال جميع هذه المعاملات تبقى الكيازمات فى مواضعها فلا تتغير على مدى طول الكروموسوم كما لا تفقد الكروموميرات شخصيتها بالرغم من أن البعض منها قد يدمج فى البـعض الآخر عند الانكماش • وعلى ذلك فانه يبدو أن خاصية المط أو الانكماش تقع فى أجزاء الكروموسوم التى تكون بين الكروموميرات • وهى خاصية توجد أيضا فى كروموسومات الغدد اللعابية •

أما الثنيات الجانبية الممتدة من الكروموميرات فهى أكثر رهافة حيث أنها تنفصم اذا مطت الى أكثر من ٥٠٪ من طولها • غير أنه تحت ظروف معينة تنفتح الكروموميرات لتكشف أن الثنيات هى جزء أساسى من الكرومونيمات (جول ١٩٥٦) • ويعطى الشكل (٥ ــ ١٥) تفسير جول للتركيب البنائى للكرومونيمات فى السلامندر •



شكل ٥ ــ ١٦ : الكروموسومات الفرشائية فى البريصة (السلامندر) تريتيورس فيريديسنس-
(أعلى الى اليسار) صورة فوتوغرافية بجهر تباين الطور الضوئى لجزء (حوالى ١١٠ ميكرونات) من



وحلة ثنائية تبين تعدد الثنيات ووجود كيارما عند يمين الخيط السفلى • (أسفل الى اليسار) • صورة فوتوغرافية بمجهر تباين الطور الضوئى لزوج من الثنيات الصلاقية ، كل منهما بطول ٧٠ ميكرونا تقريبا ، وتمتد من المحور الرئيسى للكروموسوم • (احدى الثنيتين الى اليمين ، ونوعا ما غير واضحة التبشير) • (الى اليمين) صورة بالمجهر الالكترونى لجزء من الثانية بعد الهضم بالببسين والتظليل بالكروميوم (السنتيمتر يساوى ٣ر٠ من الميكرون تقريبا) •

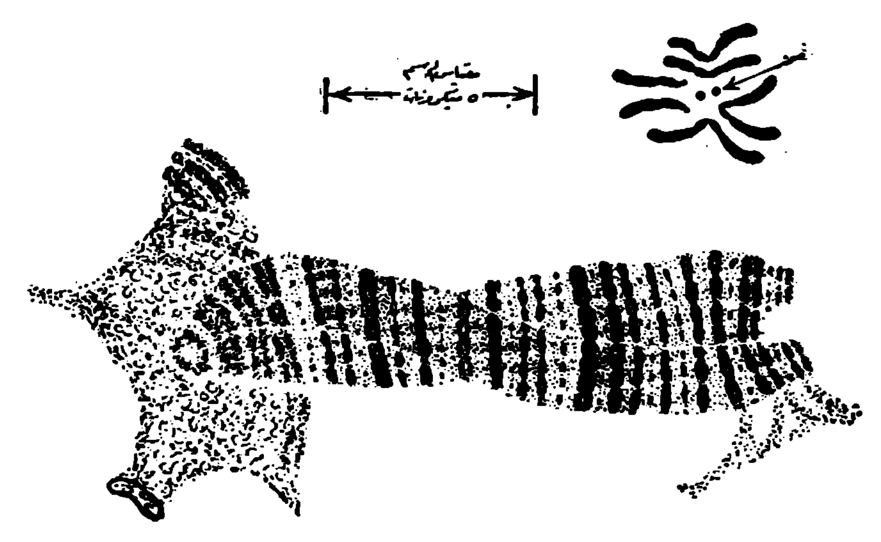
ويتبع تكوين النوية فى الكروموسومات الفرشائية طابعا غير عادى ، حيث نجد عددا من النويات قد يصل الى الآلف تسبح حرة فى بلازما النواة • وكما فى معظم الكائنات ، يظهر أن النوية تنشأ من مواضع معينة ولكن بدلا من أن نجد أن الكروموسوم العادى أو الزوج الكروموسومى يعطى نوية واحدة أثناء الدورة الميتوزية أو الميوزية • فان الكروموسوم البرمائى الخاص بالنوية يعطى موجات من النويات التى تنفصل وترحل الى الغشاء النووى تبعا لرأى دوريى وفى النهاية تمر الى السيتوبلازم وقت التبويض • وقد تشكك البعض فيما يتعلق بمرور هذه الأجسام خلال الغشاء النووى وليس من المفهـــوم معنى هذه الظاهرة • وليس من الواضح كذلك تناظر هذه النويات مع الطراز العادى الميتوزى أو الميوزى ولكن حيث ان النويات غنية فى البروتينات والحامض النووى الريبوزى فان اضافتها الى السيتوبلازم أثناء عملية تكوين البيضة يوفر مصدرا لمواد مختلفة مهيأة لاستعمالها فى النمو •

كروموسومات الغدد اللعابية

يعزى الفضل عموما الى بالبيانى فى سنة ١٨٨١ لاكتشافه الكروموسومات العملاقية فى خلايا الغدد اللعابية فى أنواع ذات الجناحين الا أنه لم تدرك أهميتها الوراثية السيتولوجية الا بعد ذلك بسنوات عديدة ، عندما أشار كوستوف (١٩٣٠) الى التشابه بين تركيبها ذى التقليم الشرائطى والترتيب الطولى للجينات على الكروموسومات • وبعد أن أرسى بينتر (١٩٣٣ و ١٩٣٤) وهايتز وباور (١٩٣٣) الحقيقة بأن كلا من الكروموسومات المرئية يتكون فعلا من كروموسومين نظيرين فى حالة تلاصق وثيق • ومنذ ذلك الوقت مكن استعمال هذه الكروموسومات العملاقية باحثى الوراثة السيتولوجية من أن يبلغوا درجة من الدقة لم تكن تعتبر ممكنة عندما لم يكن يتوافر للدراسة غير الكروموسومات الميتوزية والميوزية •

وكروموسومات الغدد اللعابية هى أكبر الكروموسومات المعروفة التى تتوافر للدراسة الوراثية السيتولوجية بكل سهولة • ويصل طولها فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، فى الطور اليرقى الأخير (الانسلاخ الثالث) حوالى ١٠٠ مرة من طول الكروموسومات الميتوزية فى الدور الاستوائى والتى يصل طولها الكلى حوالى ٧٫٥ ميكرونات (شكل ٥ ـ ١٧) • ويصل طول هذه الكروموسومات فى مجموعة ، بعد تحضيرها وتفريدها بطريق تكنيك اللطيئة الذى يستعمل عادة الى ١١٨٠ ميكرونا (بردجز ١٩٣٨) • وقد وضعت اعادات القياس التى تلت الطول الكلى قرب ٢٠٠٠ ميكرون (بردجز ١٩٤٢) • وفى الكيرونومس وهو جنس آخر من ذات الجناحين يصل قطر زوج متلاصق من الكروموسومات الى ٢٠ ميكرونا والطول الى ٢٧٠ ميكرونا (برمان ١٩٥٢) • وهناك جنس آخر قريب رينكوسيارا ، كروموسوماته أكبر من ذلك (بافان وبريور ١٩٥٢) •

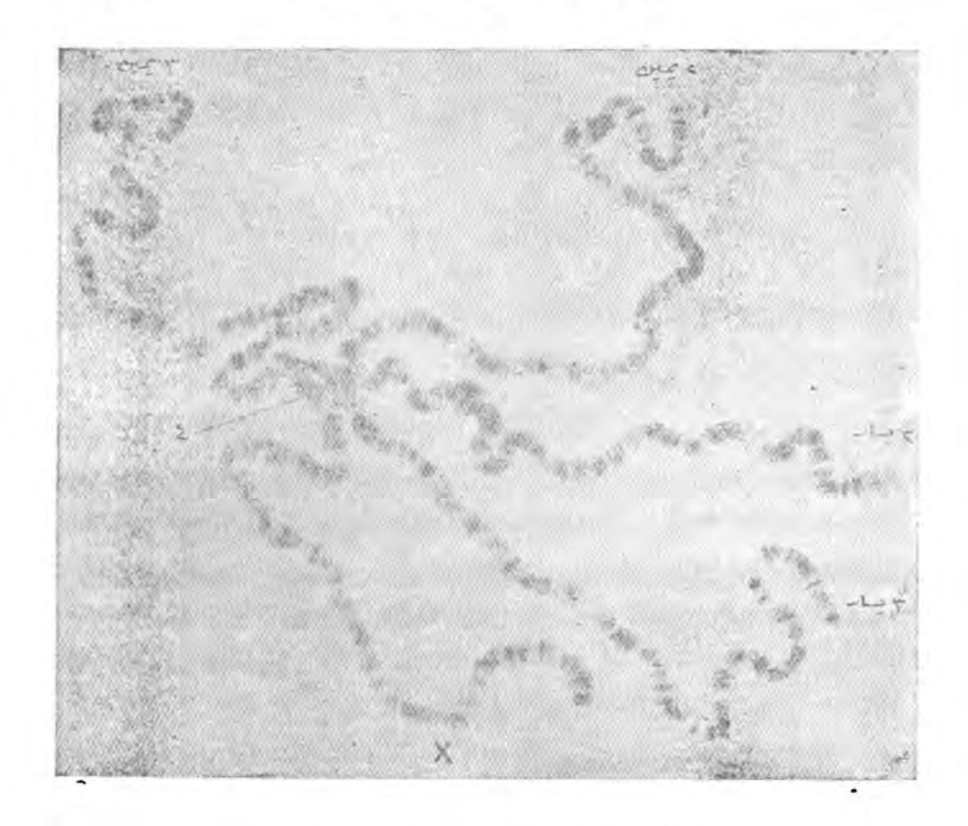
على أنه توجد خاصيتان أخريتان أكثر أهمية من الحجم ، تعرضهما دائما هذه الكروموسومات العملاقة • أولاهما ، أن الكروموسومات النظيرة تظهر طرازا من التلاصق لا يقل فى وثاقته عن التلاصق الذى تتميز به الكروموسومات الميوزية فى الدور الضام • وثانيتهما أن الكروموسومات تعرض طابعا مميزا من الشرائط والأقلام العرضية التى تتكون من تبادل مساحات قابلة للصبغ وغير قابلة له • وتختلف هذه الشرائط فى السمك وفى بعض الخصائص التركيبية الأخرى بطريقة تصل فى نوعيتها الى درجة أنها تسمح بوضع



شكل ٥ ـ ١٧ : الكروموسوم الرابع فى الدروسوفلا ميلانوجاستر كما يظهر فى خلايا الغدة اللعابية وفى الخلايا التناسلية (أعلى الى اليمين ومشار اليه بسهم) • وكتلة المادة الموجودة عند الطرف الأيسر للكروموسوم الرابع هى الكروموسنتر أو المجمع الذى يتصل به أيضا باقى الكروموسومات • مقارنة الكروموسومين ، فى الخلايا التناسلية وفى الغدة اللعابية ، تعطينا ما يدل على التفصيلات الفنية التى يمكن الحصول عليها من هذه التراكيب العملاقية •

خرائط دقيقـة لـكل كروموسوم على مدى طوله اليوكروماتينى ولم تدرك أهمية السلوك التلاصقى ونوعية الشرائط الا بعد أن تحقق أن التلاصق هو ظاهرة تلاصق بين الشريط ونظيره المقابل مما يسمح بكثير من الشذوذات الصغيرة التى قد تطرأ على التركيب الداخلى للكروموسومات والتى قد تمر دون ادراك فى الكروموسومات الصغرى • ومع الادراك الكامل فيما بعد بامكان تعريف مواقع جينية معينة وربطها مع شرائط معينة سنحت الفرصة لاجراء بحوث أكثر دقة عن العلاقة بين الجين والكروموسوم •

وفى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يظهر بنواة خلية الغدة اللعابية خيط قصير وخمسة خيوط طويلة تتشعع من كتلة واحدة عديمة الشكل نوعا ما هى الكروموسنتر (المجمع) (شكل ٥ ـ ١٨) • وقد عرفت هذه الخيوط كالتالى : الخيط القصير ويتكون فقط من عدد قليـــل من الشرائط يؤلف الكروموسوم الرابع الضئيل ، ويكون أحد الخيوط الطويلة الكروموسوم X ، والاربعة الباقية هى أذرع الكروموسومين الطويلين الثانى والثالث وجميعها



شكل ٥ ــ ١٨ : كروموسومات الغدة اللعابية فى أنثى الدروسوفلا ميلانوجاستر تبين الكروموســوم X واذرع الكروموسومين الاوتوسوميين (٣ يســار ، ٢ يمين ، ٣ يســار ٣ يمين) والكروموسوم الرابع الصغير العدد المجموعى الثنائى موجود ولكن الكروموســومات النظيرة فى حالة تلاصق وثيق •

تتحد معا عند مناطقها السنتروميرية فى المجمع أو الكروموسنتر • وكان الفشل فى البداية فى تعيين موضــع الكروموســوم Y ، فى التحضيرات اللطيئية لليرقات الذكرية ، ينتج من الواقع بأنه بالرغم من الحجم الميتوزى الكبير لهذا الكروموسوم فانه يمثل فقط فى هذه الخلايا بعدد قليل من الشرائط الخفيفة الاصطباغ المطمورة فى المجمع (بروكوفيفا ــ بلجوسكايا ١٩٣٧) • ومنذ ذلك الحين أمكن بيان أن المجمع يمثل اندماج كل أو معظم المناطق الهتروكروماتينية لجميع الكروموسومات • وحيث ان الكروموسوم Y جميعه مكون من الهتروكروماتين وحيث ان الأربعــة الأخــرى لهــا

مناطق هتروكروماتينية بجوار سنتروميراتها فان اتحادها يعطى التجمع الخاص المميز الذى يرى فى خلايا الغدد اللعابية • ولا تعرض الأجناس كيرونومس وكامتوميا (شكل ٥ ـ ١٩) وسيارا وهى متصلة القرابة بالدروسوفلا مثل هذا التجمع للكروموسومات بالرغم من احتواء كروموسومات هذه الكائنات أيضا على مناطق هتروكروماتينية •



شكل ٥ ـ ١٩ : كروموسومات الغدة اللعابية فى نوع الكامتوميا من ذات الجناحين • اعطيت الكروموسومات حروفا حيثما اتفق • الكروموسوم جـ هو الكروموسوم النويى (النوية تكون عند الانتفاخة) • ويعرف د بالكروموسوم العريض وهو أقصر جدا أو اعرض وأكثف جدا فى شدة الاصطباغ من الكروموسومات الثلاثة الأخرى •

ومن حيث التركيب البنائى تمثل كروموسومات الغدد اللعابية لغزا (الفرت ١٩٥٤) • فليس من الممكن بسهولة تفسير الطول الهائل للكروموسومات على أساس مجرد حل حلزنة الكروموسومات الميتوزية وانبساطها • ويبدو أنه لابد من وجود زيادة فعلية للطول الاجمالى الى جانب عملية حل الحلزنة ولا يعرف ما اذا كان التركيب الجزيئى للكروموسوم ينبسط ليزيد من طولها • ومن الممكن تتبع تكوين هذه الكروموسومات من الكروموسومات الميتوزية العادية المظهر (بوك ١٩٣٧ ، وكوبر ١٩٣٨ ،وبينتر ١٩٤١ ، ومتز ١٩٤١ ، وكودانى ١٩٤٢ ، ومللاند ١٩٤٢) • وهناك اتفاق

الى درجة كبيرة فى الرأى عن الاحداث التى تجرى الى مرحلة معينة فتتكون الكروموسومات قبل التلاصق من أربعة خيوط واضحة التحديد كروموميرية المظهر • ومع تقدم التلاصق تنمو الكروموسومات فى القطر وفى الطول وفى نفس الوقت يلتف كل منها حول نظيره فى التلاصق فى التواء نسبى • ويقف اتفاق الرأى عن التركيب البنائى لها عند هذه النقطة • ولقد اقترحت عدة فروض نظرية لتفسير مورفولوجيا الكروموسومات التامة الانبساط •

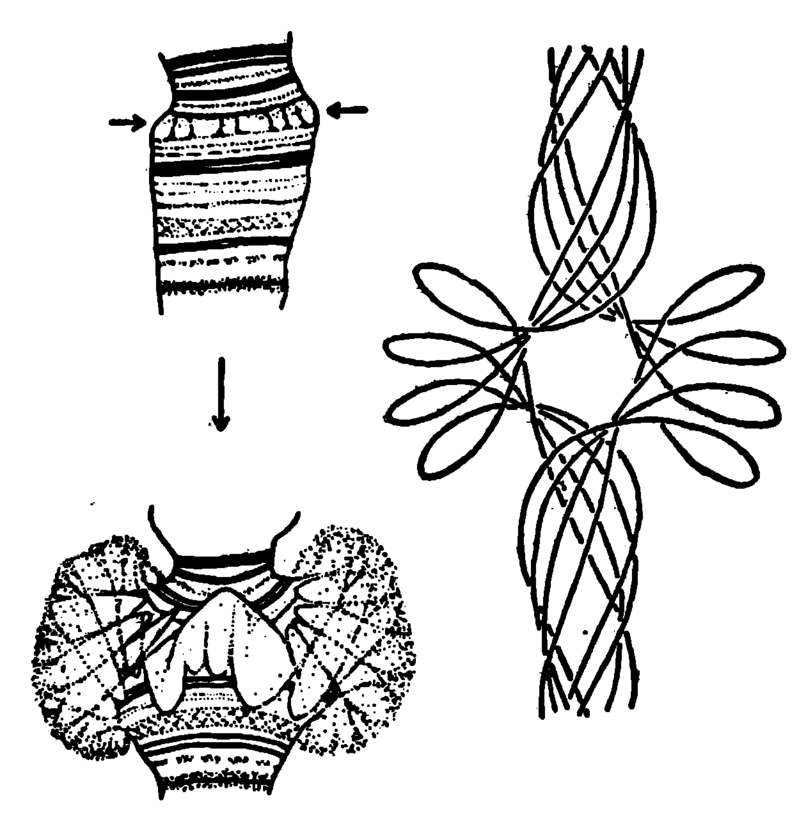
ويعتقد بينتر (١٩٤١) أن زيادة القطر يعـزى الى تزايد حجـم الكروموميرات و (من المحتمل) باستمرار تضاعف الكروموسومات الفردية ولكن دون انفصال الكرومونيمات الفردية • وهكذا فى خلال مراحل التكوين تصبح الكروموميرة مكونة من عدد من الكروموميرات الصغيرة • وتتبين عند فصلها بالشد • فمظهر الشرائط الملونة العرضية هو نتيجة تزايد حجم الكروموميرات وتضاعفها وعدم انفصال الكروموميرات النظيرة • وعـلى هذا يصبح الكروموسوم عديد الخيوط أو بوليتينياو لكن تبقى الكرومونيمات الفردية غير مرئية ، وقد يصـل عددها ، طبقا لبينتر الى ١٠٢٤ كرومونيمة ـ ويقدر برمان (١٩٥٢) أن عملية البوليتينى تصل الى ١٦٠٠٠ فى درجة ارتفاعها ، فى حين تضع الدراسات الكيميائية هذا العدد عند ٥٠٠ (كيرنيك وهرسكويتز ١٩٥٣) أو ١٠٢٤ (سويفت وراش ١٩٥٤) •

ومما يعضد الرأى بالبوليتينية ، المشاهدة الخاصة بامكان الوصول الى ١٦ فى عد الأجسام فى الشريط العرضى الواحد • ولكن المظهـر الشريـطى يكون غالبا خداعا فى الكروموسوم غير تام الانبساط • وقد صرح هوايت (١٩٥٤) بأن الشرائط تقابل الكروموميرات التى تشاهد فى الكروموسومات الميتوزية والميوزية • ولكن من الواضح أن هناك عددا من الشرائط أكثـر مما يمكن أن نميزه من كروموميرات فى كروموسومات الغدد اللعابية قبـل بدء نموها • فقد أمكن تمييز ما يزيد على ١٠٠٠ شريط فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (بردجز ١٩٣٥ و ١٩٣٨) • وفى بعض الحالات تبين عند شد بعض الشرائط الكبيرة العريضة أنها مكونة من بضعة شرائط أقل عرضا فى حين أثبت البعض الآخر بوضوح أنهـا غير قابلة للتجزئة • وتعرض الشرائط الرفيعة مظهرا حبيبيا ، وقد فسر بينتر الحبيبـات بأنها الكروموميرات الفردية • وقد هيأ دانجلو (١٩٤٦ ، ١٩٥٠) سندا لهذا الرأى وكذلك للفرض البوليتينى حيث بين باستعمال طرق التشريح المجهرى

أنه عند شد الخيوط الطولية للكروموسوم وتحريرها من كتلته العامة فانها تحتفظ بالطابع الكروموميرى للشرائط · على أنه ليس من المؤكد أن هذه الخيوط تمثل الكرومونيمات ولم يمكن تنسيل الكروموسوم طوليا حتى يمكن تحقيق عدد الكرومونيمات الموجودة · على أن الأطـــراف المتفككــة لبعض الكروموسومات توحى أحيانا بالتركيب البوليتينى · ويوحى بذلك أيضا التركيب المعروف « بحلقة بالبيانى » (شكل ٥ ــ ٢٠) · وقد كشفت دراسات أخرى قام بها دانجلو (١٩٥٠ تؤيد الرأى البوليتينى) أنه عند شد شريط ومطه جانبيا يتفكك الى جسم محبب مما ينبىء بأن الكروموميرات تنفصل الواحدة منها عن الاخرى · على أنه لم يمكن اكتشاف تفـــكك الكروموميرات بهذه الطريقة ·

أما متز (١٩٤١) فهو كبينتر يؤيد الطبيعة البوليثينية لكروموسومات الغدد اللعابية ولكن يختلف تفسيره المعروف « بالفرض الفقاعى » بالنسبة لطبيعة الشرائط العرضية حيث يعتبر متز أن الشرائط رغم شدة نوعيتها من حيث المظهر والموضع انما هى مجرد تجمعات للمواد الكروماتينية عنداتصالات الفقاعات أو الحويصلات بين الكرومونيمات غير المرئية · ويعتبـــر أن الكرومونيمات التى شاهدها بينتر أحيانا ان هى الا أقلام أو خيوط للشد فى جسم الكروموسوم .·

وقد وضع كودانى (١٩٤٢) تفسيرا مخالفا تماما عن التركيبالبنائى لهذه الكروموسومات · فهو يعتقد ، مخالفا للرأى البوليتينى ، أن الكروموسومين المتناظرين المتزاوجين يتكونان من أربعة كرومونيمات فقط تنتفخ بالزيـــادة الجانبية فى الحجم لمناطق ما بين الشرائط ولكنها لا تنقسم الى أكثر من ذلك · كما يعتقد أن الشرائط انما هى اجزاء محلزنة ويعزى مظهـــرها الداكن الاصطباغ الى الترتيب الشعاعى لشعرات مغلفة بالكروماتين · والمعتقد أن المعاملات القلوية تتسبب فى حل حلزنة الشرائط وتفكك الشعرات فيتحول الجسم الى الطراز الكروموسومى الفرشائى مماثلا من جميع الوجــــوه للكروموسومات الموجودة فى الخلايا الأمية البيضية فى الفقاريات · وقد تقدم ويس وكراوز (١٩٤٥) بنظرية مماثلة الى حد ما ولكنها أقل تعقيدا ، ولهذا السبب يبدو أنه مما لاينصح به استعمال المصطلح « كروموسوم بوليتينى » بكل اطمئنان للدلالة على أجسام قد لا تزيد فى تجزئتها ، من حيث عــدد الكرومونيمات ، أكثر مما فى الكروموسومات الميتوزية أو الميوزية ·



شكل ٥ ــ ٢٠ : كروموسومات الكيرونومس ٠ (أعلى الى اليسار) المظهر الشرائطى الطبيعى لجزء من كروموسوم غدة لعابية الذى سيتمدد فى الموضع المحدد (المشار اليه بالسهمين) ليعطى حلقة بالبيانى (أسفل الى اليسار) ٠ (الى اليمين) تفسير برمان فيما يتعلق بالتركيب الكرومونيمى لحلقة بالبيانى ولكن مع بيان عدد قليل فقط من الخيوط العديدة ٠

ومهما يكن التفسير الصحيح ، فمن المؤكد أن كروموسومات الغدد اللعابية تعرض طابعا ثابتا من التميز الطولى كان عونا لا يمكن تقديره فى كشف التغيرات الكروموسومية التى قد يغفو عنهاانتباهالباحث السيتولوجى فى الكروموسومات الميتوزية أو الميوزية الاصغر حجما والأشد اندماجا ٠

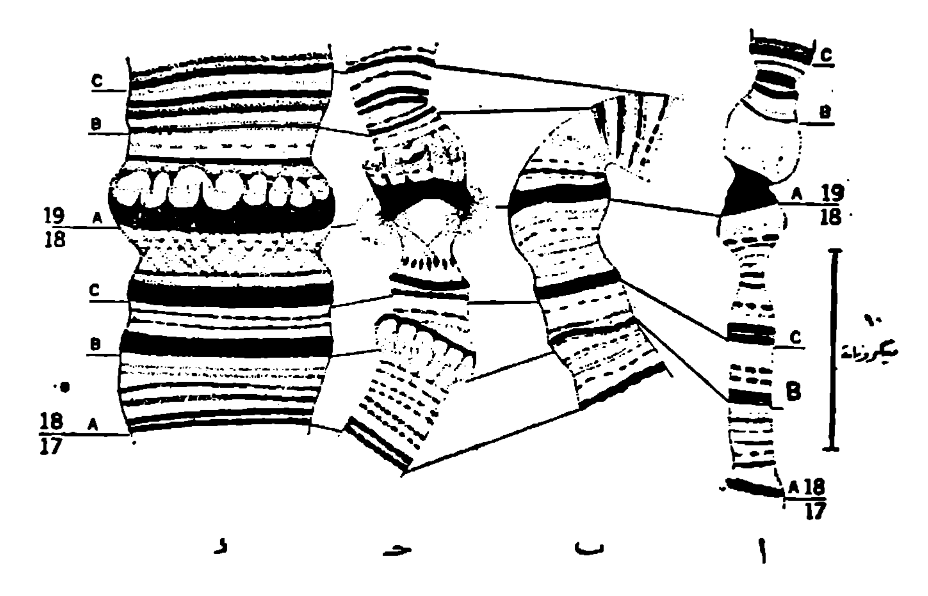
ولا توجد بيانات تسمح بعمل مقارنة دقيقة عن سلوك الكروموسومات النظيرة فى التزاوج فى نويات الخلايا الميوزية والغدد اللعابية ٠ ومن المحتمل جدا أن المدة الطويلة التى يجرى فيها التزاوج ويمتد خلالها فى خلايا الغدد تسمح بتزاوج أشد في وثاقته من الموجود فى الخلايا الميوزية ٠ كما أن الطول

الكبير للكروموسومات يهيىء سطحا أكبر للتزاوج اذا قيس بسـطح كروموسومات الدور التزاوجي وهى أقل تقسيما ولكنها نسبيا أكثـر اندماجا • ولا شك فى أن لنوعى التزاوج أساسا مشتركا حيث ان كليهما محكوم بالتناظر ، غير أنه يوجد فارق قاطع واحد بينهما • فنجد فى الأدوار التزاوجية الميوزية فى النباتات أن التلاصق بين الكروموسومات النظيـرة يتميز بأنه يشمل اثنين فقط عند أية نقطة على مدى الكروموسومات ، وذلك حتى فى الأفراد الثلاثية أو الرباعية المجموعة • أما فى نويات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا الثلاثية المجموعة فنجد أن الكروموسومات المتناظرة الثـلاثة تتزواج معا على مدى طولها الكامل ، ومعنى هذا الفرق ليس بالواضح غير أن الاقتراح قد قدم بأن التجاذب بين الكروموسومات النظيرة فى الدور التزاوجى قد يكون محكوما بالتماثل الثنائى الجانب • أما فى كروموسومات الغدد اللعابية حيث يحتمل وجود خيوط عديدة فمن الممكن أن يكون هناك تناظر شعاعى مع تعدد وجوه التلاصق (كوبر ١٩٣٨) •

وبالرغم من أن هذه الكروموسومات تدرس عادة فى الغدد اللعابيـة فان وجودها لا يكون مقصورا على هذا النسيج • فهى توجد أيضا فى خلايا انابيب ملبيجى والأجسام الدهنية والخلايا المغذية فى المبيض والخلايا الطلائية فى البلعوم (ماكينو ١٩٣٨ ، كوبر ١٩٣٨ ، وبرمان ١٩٥٢ ، وستوكر ١٩٥٤ وبروير ، وبافان ١٩٥٥) • غير أنها ليست سهلة التناول للدراسة كما هو الحال فى الغدد اللعابية وكذلك لا يصل حجمها الى الحد العالى الذى نجده فى نويات الغدد اللعابية • ومن الملاحظات التى تستدعى قدرا كبيرا من الاهتمام أن تكوين الشرائط وحجم الكروموسومات البوليتينية قد يختلف خـلال مراحل التكوين اليرقى وكذلك فى الأنسجة المختلفة فى نفس الكائن (بافان وبروير ١٩٥٢ وبروير وبافان ١٩٥٥ وبرمان ١٩٥٢) فبالرغم من وجود تماسك أساسى فى الطابع الشريطى (شكلا ٥ ــ ٢١ و ٥ ــ ٢٢) فان الفروق فى درجة التكوين للشرائط المفردة تؤدى الى تباين فى المظهر والقابليـة للاصطباغ وينبىء هذا بأن تغير مظهر الشرائط هو انعكاس للنشاط الوظيفى لأجزاء الكروموسوم فى أيض وتميز الخلية • وأن أنواع النشاط هـذه تختلف فى الوقت وفى الأنواع المختلفة من الخلايا •

الكروموسـومات الاضـافية (الزائدة)

تحتوى الهيئة الكروموسومية فى نويات بعض النباتات أو الحيوانات



شكل ٥ ـ ٢١ : كروموسومات الكيرونومس ، يبين المظهر والحجم المتباين فى الأنسجة المختلفة . (أ) فى وسط المرىء ، (ب) فى المستقيم ، (جـ) فى أنابيب ملبيجى ، (د) فى الغدد اللعابية .

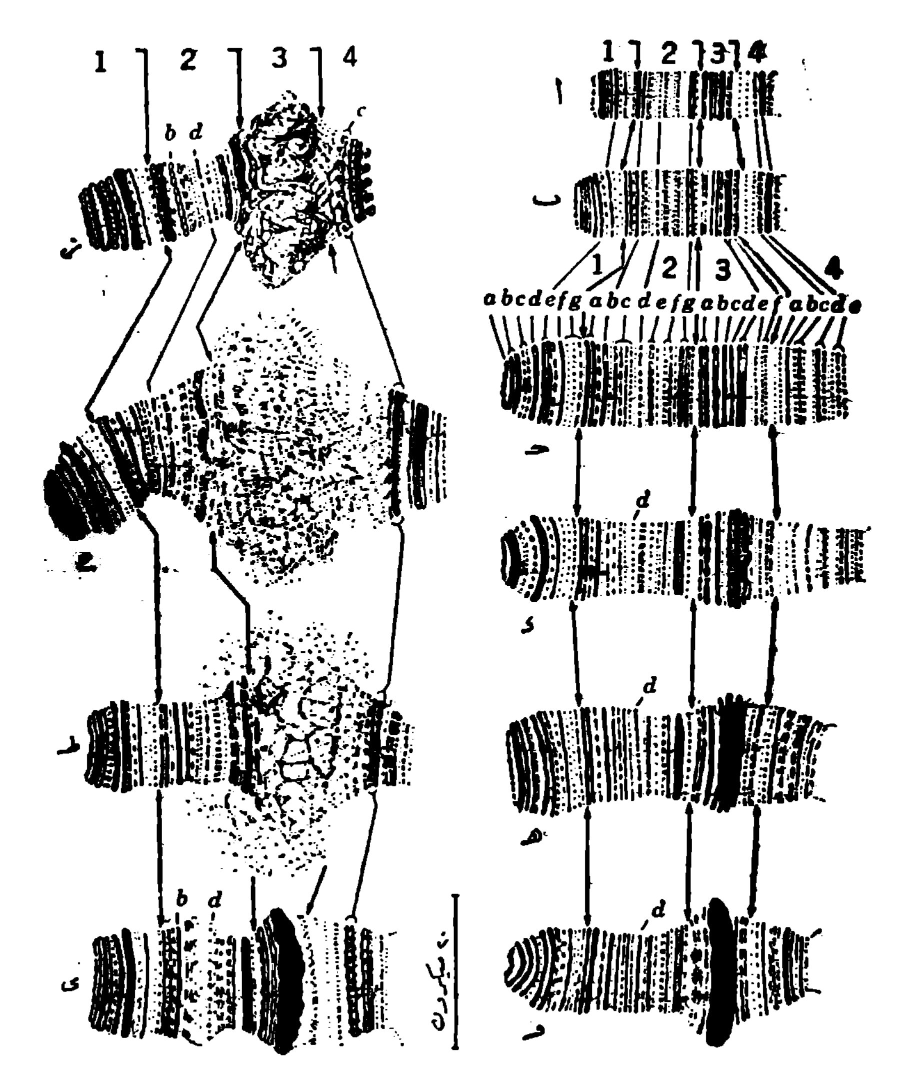
على كروموسوم أو أكثر من الكروموسومات الاضافية أو الزائدة . وقد اكتشف ويلسون هذه الكروموسومات لأول مرة فى سنة ١٩٠٥ فى الحشرة النصفية الجناح ميتابوديوس ، ومنذ ذلك الوقت وجدت فى مختلف من الحشرات وفى عدد كبير من النباتات الراقية (دارلنجتون ١٩٣٧ جدول ١٦ ، هاكنسون ١٩٤٥ ، فرناندس ١٩٤٦ ، استرجرن ١٩٤٧ ميلاندر ١٩٥٠) ومن الممكن فى بعض الحالات استنتاج طريقة نشأتها بشىء من التأكد ، فمثلا يبدو أن الموجود منها فى الميتابوديوس مشتقة من الكروموسوم Y ولكن فى الأعم نجد أصلها غير معروف تماما .

وتبدو الكروموسومات الزائدة غير فعالة وراثيا . وهى بوجه عام أصغر فى الحجم من جميع أفراد الكروموسومات الأخرى فى الهيئة الكروموسومية . مع أن العكس صحيح فيما يتعلق بالكروموسومات المعروفة « بالمحدودة » فى جنس سيارا . وسواء كانت غائبة تقريبا أو موجودة فى أعداد كبيرة ، فانها تحدث تعبيرا مظهريا ضئيلا يمكن ادراكه فى الكائن الذى توجد فيه . وينبىء

هذا بأنها فى الغالب هتروكروماتينية من حيث التركيب • وهذا فرض تؤيده الحقيقة بأنها يمكن أن تعرض خصائص تباين الاصطباغ المعـــروفة عن الهتروكروماتين . ومع ذلك فليست جميعاً من الهتروكروماتين . حيث أنه يظهر أن جميع الموجود فى أنواع الترادسكانتيا من اليوكروماتين كليه • فى حين أن الكروموسومات B فى الذرة أجزاء منها من اليوكروماتين وأخرى من الهتروكروماتين •

وأنه لمن الممكن ، طبعا ، أن يدل الوجود المستمر للكروموسومات الزائدة فى بعض العشائر المعينة على أنها تؤدى وظيفة ما ، لم تحدد الآن ، تضمن بقائها ولكنها وظيفة يصعب ادراكها وراثياً • ومع ذلك فان بقاءها فى بعض النباتات المعينة تضمنه الطريقة التى تنقسم بها هذه الكروموسومات • ففى السيكيل والانثوزانثم اريستلتم يقع بانتظام عدم انفصال الكروموسومات الزائدة فى الانقسام الاول للبوغ الصغير بحيث تشمل النواة التناسلية شطرى الكروموسوم (مونتسينج ١٩٤٥ ، ١٩٤٦) و (استرجرن ١٩٤٧) • وتسلك هذه الكروموسومات نفس السلوك فى الكيس الجنينى فى السيكيل ولكن ليس كذلك فى الانثوزانثم • وتعرض الكروموسومات B فى الذرة سلوكا مماثلا سوى أن عدم الانفصال يقع فى الانقسام الثانى للبوغ الصغير (رومان ١٩٤٧) • وقد أسند الفشل فى الانفصال الطبيعى الى السنتروميرات حيث تفشل فى الانقسام الطبيعى فى الدور الانفصالى • ويقارب معدل حدوث عدم الانفصال فى الكروموسومات الزائدة ١٠٠٪ وهكذا يؤمن الاحتفاظ بهذه الكروموسومات فى النسيج التوالدى فى حين أن الحقيقة الواقعة بأن الاسبرم الذى يحمل الكروموسومات B هو الذى ينجح تفاضليا فى اخصاب نواة البيضة تعزز انتقالها الى الجيل التالى • وقد عرضت بوضوح هذه الظاهرة فى الذرة الرفيعة (دارلنجتون وتوماس ١٩٤١) وفى بعض طرز باوا ألبينا (مونتسينج ١٩٤٦) حيث تستبعد الكروموسومات الزائدة من الأنسجة الجسمية كما يتبين من فحص الآطراف الجذرية ، ومع ذلك يحتفظ بهـــا فى الخلايا التى يتكون منها النسيج التوالدى • وقد أبلغ عن حالة أخرى مماثلة فى الجنس زانثيزما (برجر وماكماهون ، وويتكوس ١٩٥٥) •

وكانت الكروموسومات B ، فى الذرة التى كان راندولف (١٩٢٨) أول من وصفها هى أكثر هذه الطرز التى درست دراسة مستفيضة وقـــد وجدت منتشرة التوزيع فى سلالات الذرة الهندية (لونجلى ١٩٣٨) • ويمكن



شكل ٥ ـ ٢٢ : النهاية المستطرفة لكروموسوم غدة لعابية فى الرينكوسيارا انجيليا ، تبين المظهر المتباين فى المراحل المختلفة للتكوين اليرقى · (جـ) من يرقة كاملة النمو (من جـ ـ ى) أيام متتابعة للتكوين اليرقى والمبينة فى ى هى أصغرها · (ا) ١٦ يوما أصغر من ح و ط · (ب) ثمانية أيام أكبر من (ا) · الأسهم تصل الشرائط المتناظرة ·

تجميع عدد منها قد يصل الى ٢٥ أو ٣٠ فى النبات الواحد ، وبالرغم من خلوها من الجينات المعروفة فان بعض الاختزال فى القوة والاخصاب قد ينتج عند تجمع عدد منها فى نفس النواة (راندولف ١٩٤١) ولذلك لا يمكن

اعتبارها غير فعالة وراثيا كما كان يفترض سابقا • وقد وصفت (ماكلنتوك ١٩٣٣) بالتفصيل الوصف المورفولوجي للكروموسومات B (شكل ٥ ـ٢٣) ويبدو من سلوكها في التزاوج ومن اعتبارات مورفولوجية أنها لاتحوى أي أجزاء نظيرة لأى منطقة من الكروموسومات الاحادية العشرة الاخرى •



شكل ٥ ـ ٢٣ : بيان تخطيطى لكروموسوم B فى الذرة فى الدور الضام •السنترومير مبينة على انها طرفية بالرغم من انها قد تكون طرفية بعض الشىء • الجزء الى اليسار ذو الكروموميرات الست جزء يوكروماتينى • اما الباقى فمعظمه هتروكروماتينى •

والكروموسومات الزائدة كمجموعة , تعتبر أعضاء غير مستقرة نسبيا فى الهيئة الكروموسومية • والى جانب شذوذها فى الانفصال فى الأبواغ الصغيرة في النباتات ، فانها تشذ فى انفصالها أثناء الانقسام الميوزى ، كما يجرى بها عدم انفصال واستبعاد فى الانقسام الميتوزى • وكثيرا ما يطرأ عليها تغيرات مورفورلوجية عن طريق التكسير • وقد وصف راندولف (١٩٤١) عددا من الصور المختلفة لكروموسومات B وكذا مونتسينج (١٩٤٥ و ١٩٤٦ و ١٩٥٠) فى السيكيل • وقد ناقش هاكانسون (١٩٤٥) خصائصها الأساسية بالتفصيل فى حين عالج فرناندس (١٩٤٦) الأسباب الممكنة لتغيرات الحجم •

وقد اقترح ميلاندر (١٩٥٠) بعد دراسة للكروموسومات الثانوية فى تربيلاريا المياه العذبة أن السبب الأساسى فى سلوكها المخالف هو تغير فى قوة وتوافق انقسام السنترومير • ويجرى استبعاد الكروموسومات الثانوية فى البوليسيليس فى الأنسجة الجسمية ولكن يحتفظ بها فى الخلايا البيضية ، والمفروض أنها تقوم بوظيفة ما • كما يبدو من الميل للاحتفاظ بها • غير أنها تحت ظروف بيئيةمعينة تكون بكل تأكيد ، ضارة فتسبب تأخيرا فى النمو وفى البلوغ الجنسى الى حد أن الأفراد التى تحوى كروموسومات ثانوية تفشل فى التزاوج مع العشيرة العادية • ومع ذلك فانه بالرغم من أن الكروموسومات الثانوية تتسبب فى عزل تناسلى فانها تستديم لأن الأفراد التى تحويها تتزاوج فيما بينها بكل نجاح •

والكروموسومات الزائدة غير معروفة النشأة فى النباتات · وبالرغم من ذلك فقد ناقش سوانسون (١٩٤٣) ولويس (١٩٥١) المصادر الممكنة لنشأتها · على أن تلك الموجودة فى الحيوانات يبدو أنها قد نشأت من أفراد كروموسومات الجنس كالحالة التى وصفها ويلسون فى ميتابوديوس تيرميناليس · ومن الممكن أن تنشأ هذه بسهولة عن طريق نقص فى الكروموسوم الهتروكروماتينى Y ، وحيث ان السنترومير فى ميتابوديوس من النوع المنتشر فان كل كسرة يحتفظ بها دون فقد · وقد أبلغ سلاك (١٩٣٩) أن اثنتين فقط من الكسرات الكروموسومية التى يتراوح عددها من ٣ الى ١٥ فى بقة الفراش سيمكس لكتيولاريس لها تأثير فى تعيين الجنس والباقى كروموسومات ثانوية · على أن دارلنجتون يعتبر أن جميع الكروموسومات الثانوية هى كروموسومات X وحيث انها فى العشائر الطبيعية يحتفظ بها · فلابد أن يكون لها قيمة انتقائية ولكن حيث انها يمكن أن تتضاعف دون حدود فانها لا تكون حساسة للجرعة · وفى نوع من البق (كولومباريوس) متصل القرابة ، ويظهر أنه يحوى كروموسومات زائدة ، يدل التلقيح النوعى بينه وبين لكتيولاريس على أن الكروموسومات الزائدة تنتقل عن طريق الأنثى فقط ، وفى الذكور تستبعد هذه الكروموسومات عن طريق التخلف أثناء الانقسام الميوزى ·

الباب السادس

التغيرات فى تركيب وعدد الكروموسومات

أشرنا فى الباب السابق الى أن الطرز المجموعية فى الأنواع المختلفة ، غالبا ماتكون ذات خصائص مميزة كافية بحيث تهيىء دلائل مورفولوجيةللباحث السيتولوجى يمكن استخدامها فى أغراض التعريف ، تماما بنفس الطريقة التى يستعمل بها باحث التقسيم ، التراكيب الزهرية فى النباتات ، وأجزاء الجهاز التناسلى فى الحشرات ، كشواهد على العلاقات التصنيفية • ويستمد ثبات الطراز المجموعى ، وبالتالى فائدته فى دراسات المقارنة ، من الحقيقة بأن كل خلية فى الكائن ، فى أية مرحلة من مراحل الانقسام الخلوى ، وفى أى نسيج ، تحوى عددا ثابتا من الكروموسومات ذات حجم وطول وشكل معين فى حدود المعقول ، وهذا لم تتداخل عمليات من الشذوذ الكروموسومى أو التعدد المجموعى • وتتحدد هذه الثوابت الكرموسومية بدورها من وجود عدد ثابت من الجينات لكل كروموسوم وأنها تنتظم فى ترتيب تسلسلى ومن وجود سنترومير يحتل موضعا ثابتا خاصا به فى كل كروموسوم • وبالطبع تعتبر الكروموسومات ذات السنترومير المنتشر حالات استثنائية • كما قد تسهم الاختناقات الثانوية والتوابع والأجسام الهتروكرماتينيـة المتباينـة الحجـم والعدد فى توفير خصائص مميزة لكروموسومات أو مجموعات كروموسومية معينة •

ويرجع ثبات الطراز المجموعى من خلية الى أخرى ومن جيل الى الذى يليه ، الى قدرته على مكاثره نفسه بدقة عند كل انقسام خلوى • ونتيجة لهذا التضاعف تحتفظ الخليتان الشقيقتان الناتجتان بنفس عدد الجينات وبنفس العلاقات الطولية بين كل منها والآخر • غير أن الكروموسومات فى الأنسجة المختلفة فى نفس الفرد قد تعرض تباينا كبيرا فى الشكل وأحيانا فى العدد وتضفى اختلافـات التغـذية والحـرارة والوظـائف الفسـيولوجية لمختلـف الخلايا والتركيـب العاملى أثـرا على الشـكل الكروموسومى • فى حـين أن

الإختلافات العددية قد تنشأ عن طريق أخطاء فى انفصال الكروموسومات أو فى انقسام الخلية أو نتيجة لما يترتب على العمليات التكوينية العادية للنضج • وتهيىء المقارنة بين الكروموسومات فى الأنسجة التناسلية ، وبينها فى خلايا الغدد اللعابية فى الدروسوفلا ، مثلا للتباين فى الشكل الذى يمكن للكروموسومات أن تتخذه فى الأنسجة المختلفة . كما تعرض أحيانا بعض الأنسجة المعينة التى وصلت الى نهاية تكوينها ، والتى تدخل خلاياها بعد ذلك فى الانقسام كعملية عادية ، زيادة فى عدد الكروموسومات ، وذلك فى النباتات وفى الحيوانات • كما أنه يمكن تبديل ترتيب الجينات على الكروموسومات عن طريق اعادة تنظيم الكروماتين الموجود فى الهيئة الكروموسومية دون احداث تغيير فى عدد الكروموسومات ولكن قد ينتج عن هذا تغيرات كبيرة فى شكل الكروموسومات •

وعلى ذلك فان ثوابت الطراز المجموعى لا تملك الا استقرارا نسبيا ، ويجب أن يؤخذ ذلك فى الاعتبار عند اجراء دراسات مقارنة للكروموسومات • وتجرى التغيرات بالكروموسومات كأحداث طبيعية وذلك حتى عند طفور الجينات • وتكاثر الطرز المجموعية الجديدة نفسها ـ بعد ذلك ـ عند كل انقسام خلوى ، تماما كما كانت تتكاثر صورها الأصلية • واذا تمكنت التغيرات التركيبية أو العددية من الأستقرار والاستدامة ، تستتب عندئذ طرز مجموعية جديدة وذلك اما على هيئة سلالات داخل النوع واما على هيئة أنواع جديدة اذا كان التغير مصحوبا بعديد من الطفرات الجينية •

ويمكن تقسيم التغيرات فى الطرز المجموعية الى تركيبية وعددية ، ففى النوع الأول يظل فيها عدد الجينات دون تغيير أو مع تغيير طفيف عن طريق اكتساب أو فقد البعض منها عند حدوث التنظيمات الجديدة • وفى النوع الثانى تظل مواضع الجينات ثابتة فى الوقت الذى يتغير فيه عدد الجينات عن طريق كسب أو فقد كروموسومات كاملة أو هيئات كروموسومية كاملة ويجرى النوعان من التغير تلقائيا ولكن بمعدل منخفض نسبيا • والظاهر أن المعدل يختلف تبعا للنوع وبوسائل ليست مفهومة تماما للآن • ومع ذلك فانه فى الوقت الحاضر ، قد اكتشفت وسائل تجريبية تسمح بمعالجات أكثر سهولة للتركيب البنائى والعددى الكروموسومى تهيىء ثروة من الطرز الجديدة ، فيمكن استحداث التغيرات التركيبية بسهولة باستخدام الاشعاعات المؤينة مثل أشعة X أو المؤثرات الكيميائية مثل غاز الخردل أو مشتقاته •

كما تستحدث التغيرات العددية بكل نجاح باستخدام العقار القلوانى « الكولشسين » ومع ذلك فهناك عقاقير كثيرة لها نفس المفعول ٠

وسيبحث فى هذا الباب التغيرات التركيبية والعددية من الناحية السيتولوجية فقط للتركيب والسلوك ٠ أما أهميتها التطورية فستبحث فى باب قادم ٠

التغيرات التركيبية

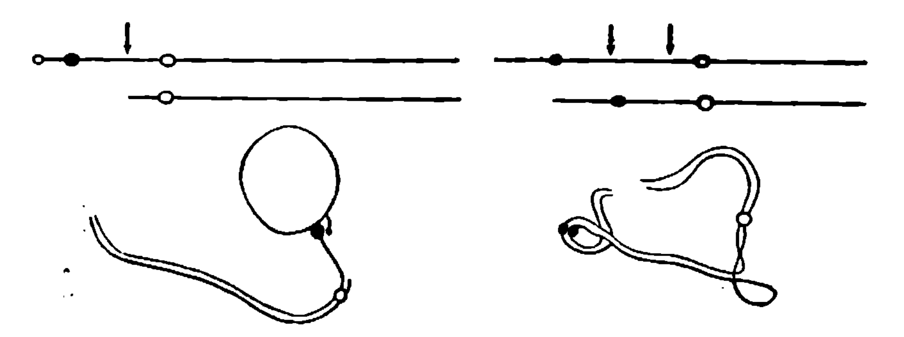
يمكن تقسيم أنواع الشذوذ الكروموسومى التى تؤدى الى تنظيمات جديدة فى الترتيب الطولى للجينات الى أربعة اقسام : (١) الاقتضاب أو النقص (٢) التكرار ٠ (٣) الانقلاب ٠ (٤) الانتقال ٠ وكقاعدة عامة ، تتعلق الثلاثة الأول بكروموسوم مفرد فقط فى حين يشمل الانتقال كروموسوما واحدا أو اثنين أو أكثر ٠ وفى المواد الصالحة ، يمكن اكتشاف هذه الأنواع سيتولوجيا ووراثيا ٠ وفى المواد الأقل صلاحية نجدها يمكن استخلاص حدوث بعض الأنواع المعينة منها من التشكيلات الكروموسومية التى نجدها فى الدور الاستوائى أو الدور الانفصالى للانقسام الميوزى الأول ٠

الاقتضاب او النقص

يشمل الاقتضاب أو النقص فصل جزء من ذراع أحد الكروموسومات عن باقيها وفقده ٠ واذا افتقر الجزء المقتضب الى السنترومير فان وجوده لا يستديم حيث انه لا يملك القدرة على الحركة فى الدور الانفصالى ٠ وبالطبع لا يحدث مثل هذا الفقد الا فى حالة الكروموسومات ذات السنترومير المحدد حيث أن التجزئة فى الكروموسوم ذى السنترومير المنتشر سيؤدى الى زيادة فى عدد الكروموسومات دون حدوث فقد حيث ان كل كسرة منه تملك القدرة على الحركة ٠ أما الجزء من الكروموسوم الذى يحمل السنترومير فيعمل ككروموسوم منقوص حيث تظل حركته نسبيا كما هى دون اعاقة ٠

وقد يكون النقص طرفيا أو بينيا ٠ ويمكن أن ينشأ الأول من انفصام واحد فى الكروموسوم يتبعه التئام للنهاية المفصومة ٠ وينشأ الثانى من انفصامين فى الكروموسوم ويتبع ذلك التحام المواضع المفصومة بالطريقة

المبينة فى شكل ٦ ـ ١ • ويمكن تمييز كل من هذين الطرازين فى الدور الضام أو فى كروموسومات الغدد اللعابية ، اذا كان الجزء المفقود كبيرا الى درجة كافية ، وذلك حكما من الطريقة التى يتزاوج بها مثل هذا الكروموسوم مع نظيره العادى • ويمكن تعيين مواضع النقص الى درجة عالية من الدقة فى كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا عن طريق مقارنة التركيب

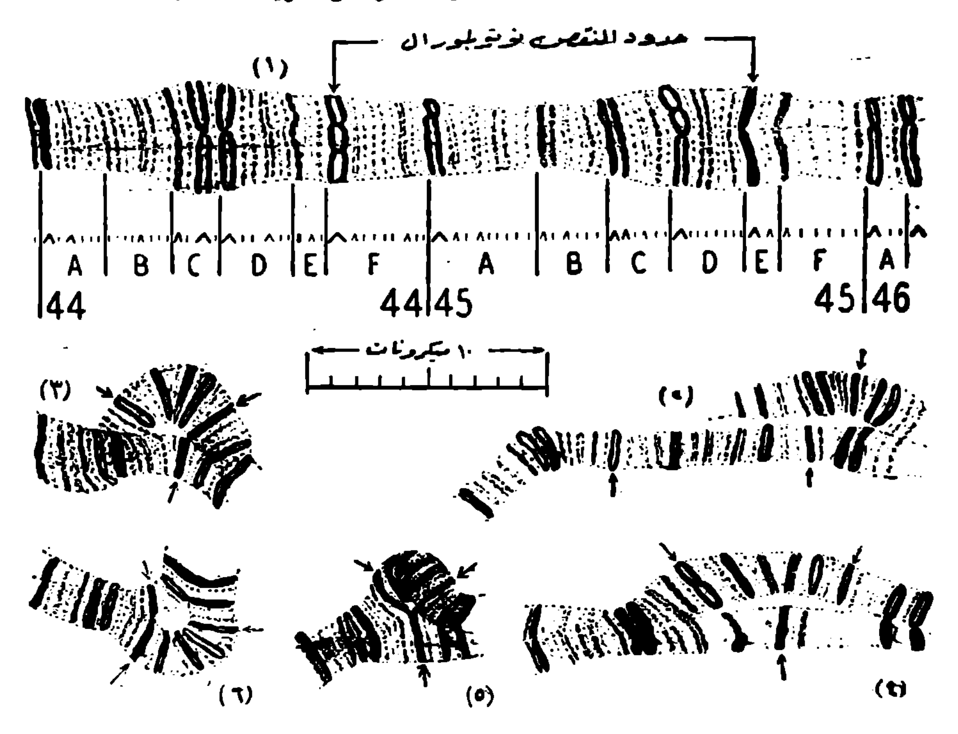


شكل ٦ ـ ١ : بيان تخطيطى يوضح نشأة الاقتضابات الطرفية (الى اليسار) والبينية أو الوسطية (الى اليمين) وكذلك بيان مظهرهما فى الدور الضام عند التزاوج فى الحالة الخليطة لكل منهما • تدل الأسهم على مواضع الانفصامات • والكروموسوم المقتضب أسفل نظيره العادى • الكروموسومات الباكيتينية المتزاوجة المبينة شوهدت فى الذرة •

الشريطى فى الكروموسومين ، المنقوص والعادى (شكل ٦ ـ ٢) • ولكن مثل هذه الطريقة ليست دائما ميسورة فى النباتات أو فى الحيوانات التى تعوزها كروموسومات عملاقية • ففى الذرة مثلا تتسبب ظاهرة التزاوج غير النظيرى فى خلق قدر كبير من الصعوبات فى تعيين المنطقة المقتضبة بدقة حيث قد تنزلق الثنية غير المتزاوجة على مدى طول الكروموسوم فى الدور الضام (ماكلنتوك ١٩٣٣) • ولذلك فانه عند التفكير فى دراسة اقتضابات فى النباتات تصبح الكروموسومات الموسومة جيدا بجينات معينة ، واذا امكن بكروموميرات أو عقد مميزة سيتولوجيا ، ضرورة واقعية •

وهناك بعض الشك فيما يتعلق بطبيعة الاقتضابات الطرفية ، حيث يتطلب تكوينها فقد الكروموميرة الطرفية (التيلومير) الطبيعية وتحول مقطع ثنائى القطب من الكروموسوم الى مقطع أحادى القطب أى أن الطرف المفصوم يجب أن يلتئم الى حالة ثابتة حتى يجانب الفقد أو وقوع تغيرات أخرى تنشأ عن التحام كروماتيدتى الكروموسوم عند انقسامه وهذا

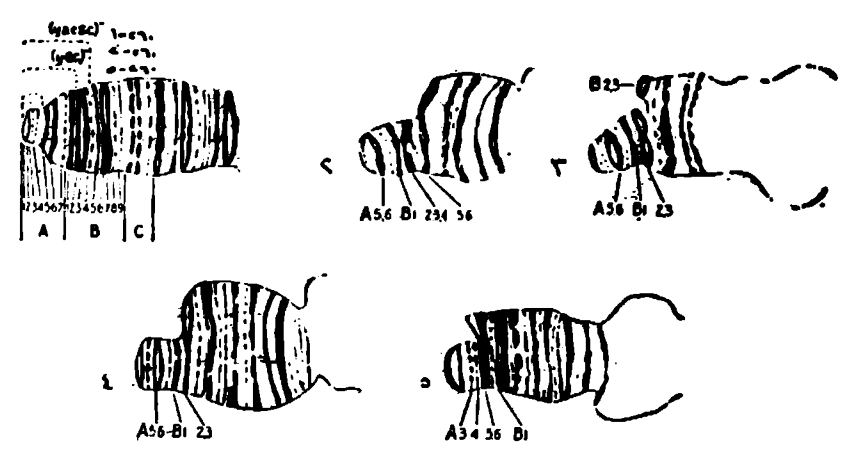
من الاحداث التى بينت ماكلنتوك (١٩٤١ ب) امكان وقوعها • ومن الممكن أن يحدث هذا النوع من الالتئام في النباتات ، وعلى الأخص اذا كانت الاقتضابات ناشئة من الأشعة فوق البنفسجية ولكنه يبدو أن الاقتضابات الطرفية نادرة جدا فى الدروسوفلا بغض النظر عن طريقة نشأتها •



شكل ٦ ـ ٢ : كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مبينة النقص نوتوبلورال فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثانى • (١) الكروموسوم العادى موضحا به حدود النقص • (٣ ـ ٦) حالات خليطة للنقص نوتوبلورال (٣) تلاصق عند الحد الأيمن للنقص (٢) و (٤) خيوط متلاصقة (٥) تلاصق عند الحدين • (٦) تلاصق عند الحد الأيسر •

ومع ذلك فقد وصف ديمرك وهوفر (١٩٣٦) عدة اقتضابات فى الدروسوفلا ميلانوجاستر تتصل بفقد النهاية اليسرى للكروموسوم X وتشمل فى الظاهر الكروموميرة الطرفية وعددا من المواقع الجينيه المعروفة (شكل ٦ ـ ٢) • أحدها يتصل بفقد ١٠ أشرطة أو ١١ شريطاويشمل المواقع sc , ac , y وهو مميت للخلية وللكائن فى الحالة الاصلية الأحادية الأليل • ويتصل ثانيهما بفقد ثمانية شرائط تشمل الموقعين ac , y وهو مميت للفرد وليس مميتا للخلية فى الحالة المتماثلة • ويتكون ثالثها

من فقد أربعة شرائط ولا يشمل أى مواقع معروفة وهو غير مميت فى الحالة المتماثلة أو الأصيلة الاحادية الأليل ٠



شكل ٦ ـ ٣ : ثلاثة اقتضابات عنـد الطرف فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ٠ (١) النهاية العادية و (٢) نقص ١٠ أشرطة او ١١ شريطا (٢٦٠ ـ ١) الذى يشمل الجينـات y , ac , sc وهى ، فى الحالة الاصيلة ، مميتة للخلية وللكائن ٠ (٣) و (٤) رسمان لنفس النقص (٢٦٠ ـ ٢) الذى يفتقر الى ٨ شرائط ويشمل الجينين y , ac وهو ، فى الحالة الاصيلة مميت للكائن وغير مميت للخلية (٥) نقص (٢٦٠ ـ ٥) لأربعة شرائط لا يشمل الجينات الثلاثة السابقة ، وهو فى الحالة الاصيلة غير مميت للخليـة أو للكـائن ولكنه يختزل الخصوبة فى الاناث ٠

ومن ناحية أخرى وصف ساتون (١٩٤٣ أ) نقصا يتصل بالشريطين النهائيين A 1-2 وأنه يسلك كالظافر « أصفر » فى الحالتين الأصيلتين الثنائية الأليل والأحادية الأليل . مما يدل على أن الموقع y أشد استطرافا مما كان يظن سابقا ٠ وقد بين مولر (١٩٣٥) أيضا أن الاقتضاب البينى الذى يشـمل y , ac غـير مميـت فى الحالة الأصيلة ، فى الوقـت الـذى أوضح فيه جرشنسن (١٩٣٣) أنه يمكن فقد أجزاء من الهتروكروماتين فى الكروموسوم X دون أن يكون ذلك مميتا فى الحالة الأصيلة ٠

غير أنه من الصعب تأكيد اثبات أن الجزء النهائى الحقيقى مفتقـر فعلا ٠ ونظرا لندرة وجود الاقتضاب الطرفى فى هذا الكائن ، فقد يصح أنهلايمكن استدامة نقص طرفى حقيقى ٠ وقد يبدو أنه من الممكن اختبار هذا الفرض عن طريق دراسة تلاصق الأطراف النهائية فى كروموسومات الفدد اللعابية

كما وصف ذلك هنتون وأتوود (١٩٤١) حيث ينعكس فقد الكروموميرة النهائية فى غياب القدرة على التلاصق فى الأطراف النهائية • ومن ناحيـة أخرى بين كيكاوا (١٩٣٨) أن السلالات المختلفة من الدروسوفلا أنانازى تظهر درجات مختلفة من النقص عند نهايات كروموسومية معينة • وقد أبلغ عن تغيرات مماثلة فى الكيرونومس (جولد شمدت ١٩٤٢) • ويجـوز أن بعض الكائنات يمكنها تحمل الفقد أكثر من البعض الآخر أو أن عملية الالتئام للأطراف المفصومة قد تتم فى بعض الأنواع بسهولة أكثر من البعض الآخر • وتبعت دراسة كودانى (١٩٤٧) للتركيب الطرفى لكروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر نغمات التحذير ضد أى تخيلات مبنية على مشاهدات سيتولوجية بحتة ، حيث قد بين أن طرف الكروموسوم X يعرض فى نفس الكائن صورا مختلفة من خلية الى أخرى ، فمن الممكن فى بعض الخلايا الحكم على أن بها نقصا لولا أننا نعلم بالتأكيد أن الكروموسومات عادية غير منتقصة •

وتحـدث الاقتضابات البينيـة تلقائيا أو يمكـن استحداثها بسـهولة باستخدام الاشعاعات • وقد وصف سليزنسكى (١٩٤٢) عددا منها فى الدروسوفلا ترتبط بحالة متنحية مميتة ولا يمكن تمييز الناشئة تلقائيا منها من المستحدثة بأشعة X أو بالأشعة فوق البنفسجية • وفى الذرة بينما يبدو أن الأشعة فوق البنفسجية تعطى غالبا اقتضابات طرفية فان أشعة X تعطى اقتضابات بينية فقط (ستادلر ١٩٤١ ستادلر وورمان ١٩٤٨) •ومن ناحية أخرى ، قد بين بارثون أنه يمكن للأشعة فوق البنفسجية أن تعطى اقتضابات بينية فى كروموسومات الطماطم ، الأمر الذى يثير التساؤل عما اذا كان هناك نوعية للأنواع فيما يتعلق بطراز الشذوذ الذى ينشأ عقب التعرض لأنواع الاشعاعات المختلفة •

وحيث ان النقص يشمل فقد مواد جينية فمن المنتظر أن يكون للاقتضابات تأثيرات ضارة على الكائن ، وأن يتوقف التأثير على مقدار ونوع المادة الجينية المنتقصة كما أن المنتظر أن تكون الاقتضابات المتماثلة غير المميته نادرة • وقد وصفت كرايتون (١٩٣٤) حالة من هذا النوع فى الذرة لم تكن مميتة فى الحالة الأحادية للمجموعة أى أنها انتقلت خلال الطور الجاميطى المذكر ، ولكن الغالبية الكبرى من هذه الحالات تعمل كمميتات للطور الجاميطى حيث انها تؤدى الى بوار حبوب اللقاح • وفى الدروسوفلا تكون الاقتضـابات

المتماثلة التى تشمل النهاية الطرفية للكروموسوم X غير مميتة اذا كان النقص ضئيلا جدا · والظاهر أنه من الممكن تحمل فقد الجينات « أصفر y » و « غائب الأشـواك ac » و « درعى sc » فى الحالتين الاصيلتـين الثنائية الأليل والأحادية الأليل . ولكن هذه الجينات تمثل جزءا صغيرا جدا من الكروموسوم الكامل · وفى الحالات غير المميتة الخليطة للنقص توجد حدود للاقتضاب اذا زاد عليها يصبح مميتا · ومن الممـكن فى الذرة والداتورة ونباتات أخرى تحمل فقد كروموسوم كامل لتعطى كايميراقطاعية (٢ ن ـ ١) أو النبات بأكمله · ولكن يعتبر فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، بصفة عامة ، أن فقد ما يزيد على خمسين شريطا مميت حتى فى وجود الكروموسوم الآخر النظير غير منقوص · فاذا أخذنا فى الاعتبار ان الكروموسوم X يحتوى وحده على ما يقرب من ألف شريط فهذا يعنى سهولة حدوث اختلال فى التوازن الوراثى وأن استبعاد الاقتضابات الكبيرة سوف يجرى كذلك بسرعة تحت الظروف الطبيعية · غير أنه من الممكن للجاميطات حاملات النقص فى الحيوانات النجاح والاشتراك فى الاخصاب (مولر وستل ١٩٢٧) · ولكن يعمل الطور الأحادى فى النباتات كمصفاة فعالة للغاية فى استبعاد مثل هذه الجاميطات · ويمكن للكروموسومات المنتقصة المرور بنجـاح أكثر خلال الطـور الأحادى المؤنث فى النباتات ولكنها ، فى الطور الأحادى المذكر ، اذا لم تستأصل تماما عن طريق تكوينها حبوب لقاح بائرة ، فان حبوب اللقاح التى تحملها لا يمكن أن تنافس بنجاح حبوب اللقاح العادية ·

وحيث ان النقص ينتج عن فقد الجينات ، فليس من المستغرب أن ينشأ عنه تأثيرات وراثية معينة . فيعمل كثير من الاقتضابات كمميتات متنحية ولكن بالاضافة الى ذلك كثيرا ما تحدث تغيرات مورفولوجية يمكن ادراكها وتورث كصفات سائدة ، فالصفات التالية فى الدروسوفلا جميعها تتصل باقتضابات وجميعها سائدة : « أشقر Bl » و « باهت P » و « محجب Bd » و « منحوت Ca » و « مبتور Sn » و « شبيكى العروق Px » وعلاوة على هذا فانه من المعروف من ناحية أن كثيرا من طفرات « مقضوم N . و «ضئيل الاشواك M » ناشىء عن اقتضابات . ومن ناحية أخرى فان البعض منها لا يبدو أنه يشمل فقدا فى الكروماتين ·

وقد استخدمت الاقتضابات فى تحديد مواقع الجينات فى كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا (ماكنسن ١٩٣٥ وسليزنسكا ١٩٣٨) · وقد

أجريت دراسة دقيقة من هذا النوع على الطرف الأيسر للكروموسوم X كما هو مبين فى شكل (٦ـ٤) . وكان للاقتضابات المعروفة بالرموز (٢٥٨ـ١٤)

شكل ٦ ــ ٤ : الخريطتان الوراثية والكروموسومية الغدية واللعابية للمنطقة(ابيض W – مقضوم N) من الكروموسوم X فى د . ميلانوجاستر مع بيان تخطيطى يحدد المدى الذى يشمله ١٤ اقتضابا جميعها تعطى المظهر أبيض مقضوم . تمثل المساحات السوداء مناطق النقص المؤكدة وتمثل المظللة مناطق النقص المشكوك فيها .

و (٢٦٤ ــ ٣١) و (N-8 موهر) أهمية خاصة ، حيث كانت تشترك فى فقد شريط واحد هو « $3c_2$ » وفى الوقت ذاته فى فقد الموقع « أبيض العين w » . ولذلك فانه يبدو بدرجة معقولة من التأكد أن هذا الموقع يوجد فى أو قرب الشريط « $3c_2$ » ولو أننا نعرف الآن أن الموقع « أبيض W » يشمل على الأقل جينين مستقلين متلازمتين مع الشريط المزدوج « $3c_2$ » الذى يعتبر الشريط « $3c_2$ » جزءا منه (لويس ١٩٥٢) . وفى نفس الدراسة بينت سليزنسكا أن الجينين « شديد الخشونة rst » و « غير منتظم العديسات fa » يمكن تحديد تلازمهما مع شرائط أخرى . بينما اقتصر فقط تحديد تلازم الجينات ac , dm , pn

على أنها داخل مجموعات معينة من الشرائط وأن الجينات السائدة « منحوت Ca » و « مبتور Sn » و « أصلع De » جميعها ترتبط باقتضابات تشمل الموقع « مختزل الجناح vg » . وترجع التأثيرات المختلفة الى الفروق في عدد الشرائط المفقودة . على أن التأثير « مقضوم N » يقع كلما حدث فقد للموقع (3C7) « غير منتظم العديسات fa » . ويبدو أن عدد الشرائط التي يشملها النقص لا تتصل بالأثر المورفولوجي الناتج . وكما ذكر سابقا فان « مقضوم N » قد يظهر دون التمكن من ادراك أى فقد أما التأثير « ضئيل الأشواك M » فقد يتصل أو لا يتصل بنقص في الكروماتين ، ولكنه يختلف عن التأثير « مقضوم N » في أن الجينات « ضئيل الاشواك M » تقع في مناطق مختلفة كثيرة موزعة في الهيئة الكروموسومية ..

وتعرف بعض اقتضابات في الدروسوفلا يقتصر فيها الفقد على شريط واحد ، وفي النباتات والحيوانات التي لا تتمتع بوجود كروموسومات عملاقية لا يتسنى كلية اكتشاف مثل هذه الاقتضابات الضئيلة ولا يسمح استخدام الطرق الوراثية الا باكتشاف وجودها وليس بالضرورة تحديد حجمها بدقة .

وقد اجريت دراسة دقيقة مضنية لثلاث حالات من النقص للموقع (A) في الذرة (ستادلر ورومان ١٩٤٨) ، وقد سلكت مظهريا حالات النقص هذه وهي جميعا مستحدثة بأشعة X كما لو كانت حالات طفور في الموقع (A) الى صور أليلية متنحية . وفي نفس الوقت لم تبين الدراسة السيتولوجية للكروموسومات في الدور الضام أى فقد ملحوظ في الكروماتين . وقدكشفت الدراسة الدقيقة لهذه التغيرات انخفاض انتقالها أو امتناعه بتاتا خلال الطور الجاميطي المذكر حتى أنه لا يمكن الحصول على هذه الاقتضابات في الحالة الأصيلة . وكذلك كان يصاحب هذه الحالات فقد أو خفض لمحتوى الانثوسانين أو الكلوروفيل أو حيوية الخلايا . وكان لاثنتين من حالات النقص الثلاث تأثير ملحوظ على العبور في جوارهما . وامكان بيان فقد بضعة تأثيرات وراثية منفصلة يهيىء دليلا معقولا لوجود اقتضاب بدلا من الطفور .

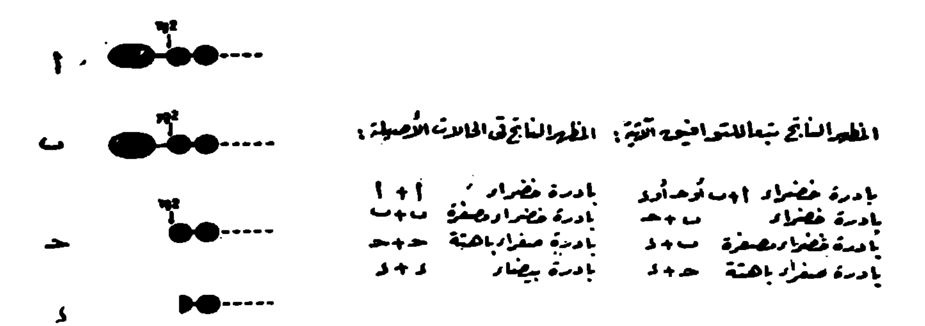
وقد وفرت ماكلنتوك (١٩٣٨ و ١٩٤١ أ و ب و ١٩٤٤) الدليل علىأنه يمكن الحصول على طفرات غير مميتة في الذرة عن طريق الاقتضابات الضئيلة الأصيلة . ففي الكروموسوم الخامس كانت الطريقة التي استعملتها لاستحداث

اقتضابات هى استخدام كروموسومات حلقية صغيرة بها سنترومير عامل بالاضافة الى الكروموميرات الدنيا فى الذراع القصيرة · وقد أدى السلوك الشاذ للكروموسومات الحلقية الى اقتضابات متدرجة فى الكروماتين وقد أمكن بيان أن الطوافر البسيطة تنتج من قطعة صغيرة معينة من الكروماتين بينما شملت الطوافر المركبة أجزاء كبيرة من الحلقة · وحيث أن هذه الكروموسومات الحلقية كانت تستعمل دائما مع كروموسوم منقوص عضوى نشأت منه الحلقة فان غياب أى كروماتين من الحلقة يؤدى الى الغياب التام التام لهذه القطعة من الكروماتين ، ويتسبب ذلك فى تعبير مظهر طافر ينسخ فى بعض الأحوال مظهر جينات طافرة معروفة · وقد أدت دراسة مشابهة للكروموسوم التاسع الى استخلاصات مماثلة أى أن فقد الكروماتين بالذات ينتج عنه مظاهر طفرية عندما يكون النقص فى حالة أصيلة وكانت هذه الحالة تشمل الكروموميرات الطرفيه وكان الفقد المتدرج ينتج عن انفصام الجسر الكروماتينى الناتج من العبور أثناء الانقسام الميوزى · ويبين شكل (٦ ــ ٥) حالات النقص المتدرج مع توضيح المظاهر التى تنتج فى الحالة الأصيلة لكل منها وكذلك لتوافيق كل منها مع الأخرى ·

التكرارات

أى قطعة كروموسومية زائدة سواء أكانت متصلة بطريقة ما بأحدأفراد الهيئة الكروموسومية العادية أم توجد فى صورة كسرة كروموسومية ، تعرف على أنها « تكرار » · وعند اتصال قطعة زائدة بكروموسوم فان القطعة المكررة قد تكون تلوية أو تلوية معكوسة أو منقولة · وهكذا اذا رمزنا للقطعةالمكررة بالأرقام ٤ ٥ ٦ فيكون التكرار التلوى ١ ٢ ٣ ٤ ٥ ٦ ٤ ٥ ٦ ٧ ٨ ٩ والتلوى المعكوس ١ ٢ ٣ ٤ ٥ ٦ ٦ ٥ ٤ ٧ ٨ ٩ والتكرار المنقول ٢٠ ٢١ ٢٢ ٤ ٥ ٦ ٢٣ ٢٤ ٢٥ أو ٢٠ ٢١ ٢٢ ٦ ٥ ٤ ٢٣ ٢٤ ٢٥ ·

ويمثل شكلا (٦ ــ ٦ و ٦ ــ ٧) مختلف من التغيرات فى الدروسوفلا ميلانوجاستر تشمل أجزاء من الكروموسوم X · ففى الشكل (٦ ــ ٦) الأرقام ١١٢ و ١٠١ و١٣٤و١٠٢ كسر كروموسومية تحتفظ بطرفى الكروموسوم ولكنه فى كل منها قد انتزع جزءا بينيا كبيرا يختلف فى الحجم والمحتوى الجينى · وحيث ان كلا منهما يحتوى على سنترومير « SF » فان انتقالها بطريقة عادية أثناء الانقسام الحلوى يكون مضمونا · والانتقالان (نقل ــ ٣)



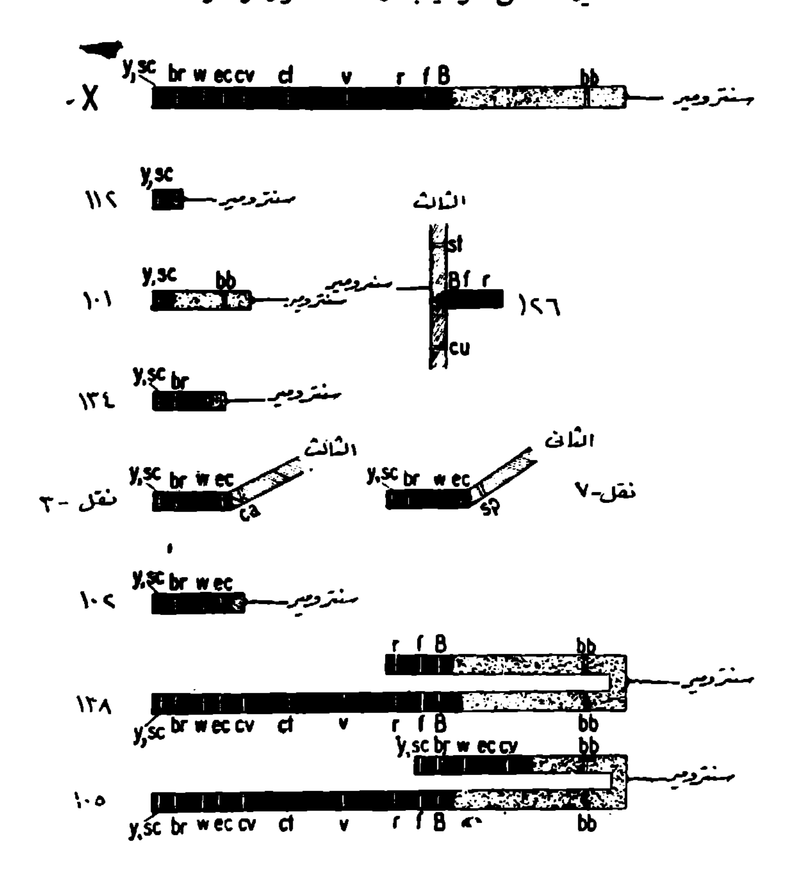
شكل ٦ ــ ٥ : تمثيل تخطيطى منظم للكروموميرات عند نهاية الذراع القصيرة من الكروموسوم التاسع فى الذرة مع بيان الاقتضابات المتدرجة التى اكتشفت • وتعطى هذه الحالات ما يعادل سلسلة من الاليلات الكاذبة وقد بينت المظاهر التى تعطيها التراكيب الأصيلة والخليطة •

و (نقل ــ ٧) يبينان أن الطرف الأيسر للكروموسوم X قد انتقل الى نهايتى الكروموسومين الثالث والثانى على التوالى ، بينما يشمل الانتقال ١٢٦ تطعيم جزء وسطى من الكروموسوم X فى الجزء الهتروكروماتينى الموجود حول السنترومير فى الكروموسوم الثالث ، وهذه التغيرات الثلاثة هى أساسا انتقالات ولكن يمكن اعتبارها تكرارات فقط عندما يوجد كروموسوم X كامل فى نفس الخلية • ويبين رقما ١٣٨ و ١٠٥ تكرارين أضيف فيهما جزءان مختلفان فى الطول من الكروموسوم X الى الطرف الايمن فيما يلى السنترومير وبذلك تحول الكروموسوم X الى كروموسوم ذى ذراعين •

ويوضح الشكل (٦ ــ ٧) تكرار تلوى يتعلق بالمظهر المعروف « عودى العين B» يشمل سبعة شرائط فى المنطقة « 16 A » • وتبين صورة الغدة اللعابية أن الذكور العادية تحمل المنطقة « 16 A » مرة واحدة والذكور العوديه مرتين والعودية المزدوجة ثلاث مرات • وكما بين استرتفانت (١٩٢٥) فان معدل ارتداد العودى الى العادى والى العودى المزدوج متماثلان • ويمكن تعليل حدوثهما ، الذى يقع فى الاناث فقط ، عن طريق ظاهرة العبور غير المتساوى • ومبين فى أسفل الشكل (٦ ــ ٧) الطريقة التى يحدث بها • وبنفس العملية يمكن زيادة عدد المناطق « 16 A » فى كروموسوم X واحد الى اكثر من ثلاثة • وقد امكن رابابورت (١٩٤٠) الحصول على أفراد بها ثمان من هذه المناطق فى تتابع تلوى • وقد حدد ساتون (١٩٤٣ ب)

مـكان « الموقع » عـودى فى الشريطين « $16\ A_{1-2}$ » • وقد وصف ديمرك وهـوفر (١٩٣٩) تكـرار تلـوى مشـابهه يعطى الصـفة السـائدة « مشعر الجناح Hw » • والمعتقد أن شريطا واحدا هو المكرر ، وللآن لـم يكتشف عبور غير متساو ، ولكن قد يكون ذلك راجعا الى الحقيقة فى أن العبور بطبيعته منخفض فى المنطقة « Hw » •

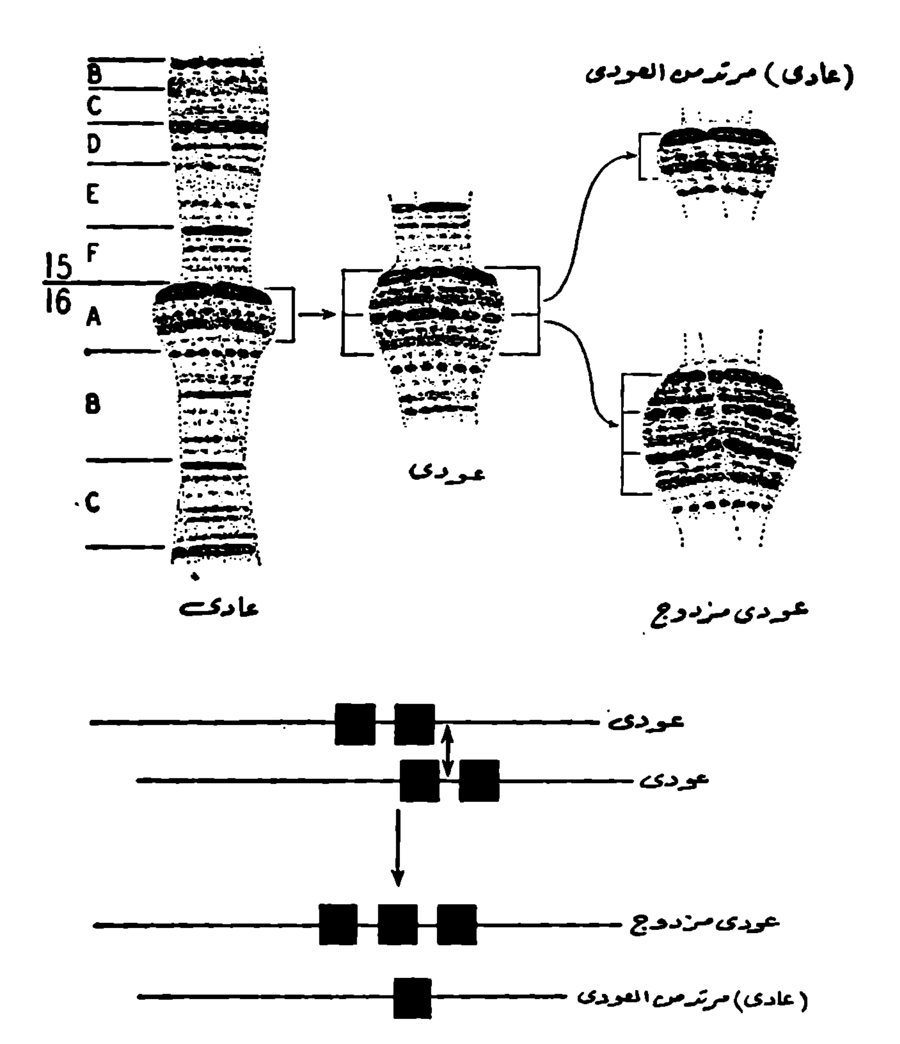
وكما هو متوقع فان التكرارات أكثر فى العدد وأقل فى التأثير المميت للفرد عن الاقتضابات • ومن الممكن بسهولة اكتشاف التكرارات فى أنواع مثل الدروسوفلا بسبب التركيب البنائى المفصل لكروموسومات الغـدد اللعابية • وحتى فى النباتات ، فان دراسة التزاوج فى الانقسام الميوزى فى الأفراد الأحادية المجموعة تكشف بعض التلاصق الذى يبدو كأنه يقع بين أجزاء متناظرة مما يشير الى افتراض وجود تكرارات (ايفانوف ١٩٣٨) • وفى الدروسوفلا (بردجز ١٩٣٥ ، سليزينسكى ١٩٤٥) وفى السيارا (متزولورانس ١٩٣٨) • ويمكن ادراك «الاعادات» ، كما تسمى هذه التكرارات ، عن طريق التجاذب المتبادل بينها والتماثل فى الطابع الشريطى • وقدأطلقسليزينسكى على هذه الظاهرة اسم « تزاوج فى غير موضعه » غير أنه فى هذه الحالة قد يكون انعكاسا لتزاوج غير نظيرى للهتروكروماتين أكثر منه تزاوجا نظيريا بين اليوكروماتين فقد أشار بريدجز مثلا الى أن القسم من « 32F » الى « 33C » فى الذراع اليسرى من الكروموسوم الثانى مشابه الى درجة كبيرة القسم من « 34F » الى « 35C » • وكذلك القسم من « 37E » الى « 38A » يماثل مورفولوجيا الموجود فى القسم « 39 CDE » • كما تبدو مساحات أخـرى مـوزعة على جميـع الكروموسـومات وكأنهـا اعـادات معكوسة • والقطعـة « دورة للتخلـف » فى المنطقـة « 36 » و « الترس » فى منطقـة « 36A » والنقط الضعيفة فى المنطقتين « 3C » و « 11A » تنبىء جميعا بأنها تكرارات • والى جانب هذا ، اقترح بريدجز أن الشرائط المزدوجة أو الحبيبات سميكة الجدر مثل « 21E » قد تكون اعادات لشريط واحد وذلك تماما كما بينه لويس (١٩٥٢) أنه صحيح فيما يتعلق فى منطقة « أبيض مشـمشى » عنـد « $3\ C_{2-3}$ » ممـا يـؤدى الى الاحتمـال بـأن المحتوى الجينى الكلى للكائن قد يزداد على هذا الوجه وأن أعمال لويس (١٩٤٥ و ١٩٥١ و ١٩٥٥) وجرين وجرين (١٩٤٩) وجرين (١٩٥٣ و ١٩٥٤ و ١٩٥٥ أ ، ب) على مواقع مماثلة ، ولكنها مميزة ، مكررة فىتتابع قريب جدا تؤيد مثل هذه النظرية الفرضية • ولكن حيث أن هذا الموضوع ذو



شكل ٦ ــ ٦ : تمثيل تخطيطى منظم لتكرارات مختلفة فى الكروموسوم X فى دروسوفلا ـ ميلانوجاستر • وقد رسم الكروموسوم X العادى فى أعلى الشكل • انظر المتن للشرح •

اتصال بالغ الأهمية بطبيعة الجين فستؤجل مناقشته الى باب قادم •

وكما يمكن ادراك الاقتضابات عن طريق غياب التأثير السائد عند استعمال اسبرمات فى تلقيح اناث متنحية المظهر ، فانه يمكن ادراك التكرارات عن طريق غياب الصفات المتنحية • فينتج أحيانا من اخصاب أنثى من سلالة ملتحمة الكروموسومين $\widehat{XX}$ باسبرمات معاملة ناتجة من ذكر برى اثانا عادية من جميع النواحى فيما عدا وجود تعبيرات مظهرية سائدة معينة • ويمكن بعد ذلك تحديد الجزء المكرر الذى يحجب الجينات المتنحية عن طريق الفحص السيتولوجى لكروموسومات الغدد اللعابية •



شكل ٦ ـ ٧ : الموقع عودى B فى الكروموسوم X فى الغدة اللعابية فى دروسوفلا ميلانوجاستر مبينا أن تكرار المنطقة ١٦ و «16A» هو المسئول عن المظهر العودى ، فى حين أن تكرارها ثلاث مرات يعطى المظهر العودى المزدوج • (أسفل) بيان تخطيطى يوضح الطريقة التى يحدث بها العبور غير المتساوى وكيف ينشأ عنه الطرازان الكروموسوميان عادى (مرتد من العودى) وعودى مزدوج •

الانقلابات

الانقلاب هو اكثر ما يصادف من أنواع الشذوذ التركيبى فى العشائر

البرية وربما كان أعظمها فائدة لباحث الوراثة حيث يمكن اســــتخدامه فى مجموعة واسعة من التصميمات التجريبية • ومنذ اكتشافه لأول مرة فى الدروسوفلا عن طريق تغيير ترتيب الجينات فى المجموعة الارتباطيـــــة (استرتفانت ١٩٢١) ، فقد وجدت الانقلابات فى مجموعة واسعة من الأنواع • وفى الأجناس النباتية مثل الترادسكانتيا وباريس يبدو أن أفرادا قليلة فقط هى الخالية منها • ويظهر كثير من أنواع الدروسوفلا وعــلى الاخص د • ويلستوناى ، ود • سودوأبسكيورا كثيرا من الانقلابات التى يمكن دراستها فى تفصيل دقيق فى كروموسومات الغدد اللعابية • ومن ناحية أخرى ، يبدو أن بعض المجموعات الحيوانية خالية نسبيا من الانقلابات (هوايت ١٩٥١) • وتقــع الدروسوفلا ميريديانا فى هــذه المجموعة ومعهــا ناموس الانوفيليس واليورروديل من البرمائيات وأنواع كثيرة من النطاطات •

والكروموسوم الحامل للانقلاب هو الذى يعاد ترتيب جزء من التسلسل الجينى الموجود به فى اتجاه عكسى • فاذا اقتصر ذلك على جزء من ذراع واحدة فان مثل هذا التنظيم يعرف بانقلاب غير شامل للسنترومير أما اذا احتوى الانقلاب السنترومير فينتج انقلاب شامل للسنترومير • وحيــث ان نتائج العبور فى كل من هذين الطرازين من الانقلاب تختلف تماما ، فان المناقشة الابتدائية ستتناول الطراز غير الشــامل للسنترومير وهو الذى نصــادفه بصورة أعم •

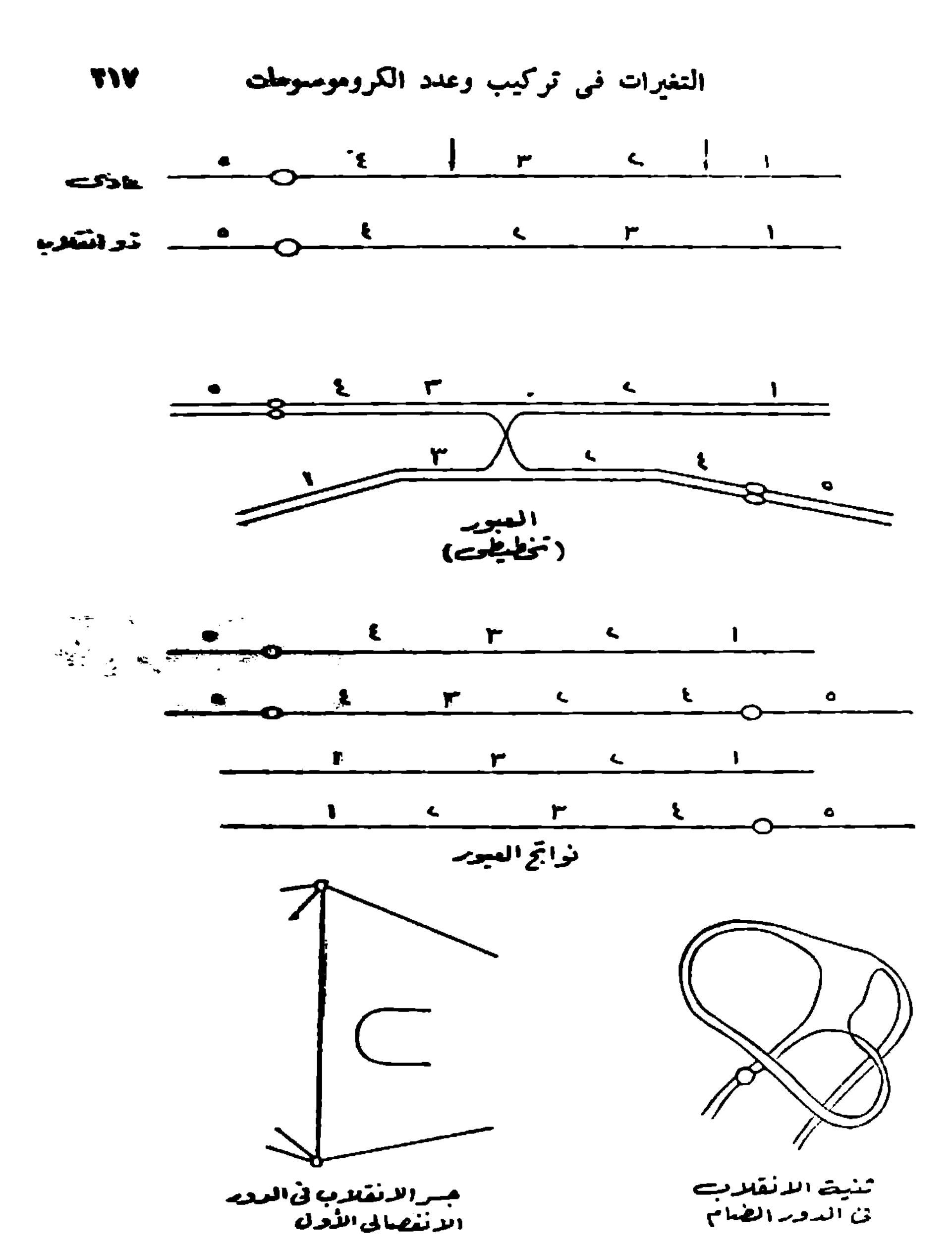
فاذا مثلنا الترتيب التسلسلى فى كروموسوم عادى بالارقام ١ ٢ ٣ ٤ ٥ ٦ ٧ ٨ مثلا فقد يكون النظير حامل الانقلاب ١ ٢ ٦ ٥ ٤ ٣ ٧ ٨ وبه الجزء ٣ ٤ ٥ ٦ قد تغير ترتيبه بالنسبة للجينات المجاورة • فاذا كانت المنطقة ٣ ٤ ٥ ٦ تحتوى على جينات معروفة تغيرت علاقاتها الارتباطية مع الجينات الأخرى خارج الانقلاب فانه من الممكن اكتشاف هذا التغير فى الأفراد المتماثلة للانقلاب عن طريق الاختبارات الوراثية • غير أن هذه العملية مجهدة ولا تستخدم اليوم الا اذا لم تتيسر سبل أخرى أكثر بساطة • ففى الدور الضام وكروموسومات الغدد اللعابية يمكن ادراك الانقلاب فى الحالة الخليطة عن طريق « ثنيــة » الانقلاب التى تتكون نتيجة لتزاوج جميع أجزاء الكروموسومين بطريقة نظيرية (شكل ٦ ــ ٨) • وفى الدور الانفصالى الميوزى ينتج جسر الانقلاب الذى يشاهد عادة مع الكسرة اللاسنتروميرية (عديمة السنترومير) التى تصاحبه وذلك عقب حدوث عبور مفرد على مدى القطعة المنقلبة • وتتوقــف نسبة

حدوث مثل هذا العبور داخل الانقلاب على طول القطعة المنقلبة وموقعها على الكروموسوم وخصائص العبور فى الفرد . ومن الواضح تماماً أن الكروماتيدات التى تشترك فى العبور تعطى كروماتيدات غير عادية نتيجة للتكرار والنقص ٠ وتفقد الكسرة اللاسنترومبرية لعدم قدرتها على الحركة فى الـدور الانفصالى ٠ وينفصم الجسر اما بسبب الشد الناتج من حركة الدور الانفصالى واما بسبب جدار الخلية الذى يتكون قاطعا له ٠ وقد يتصادف أحيانا أن تحدث أى من الحالتين ويبقى الجسر الثنائى السنترومير معلقا بين المجموعتين الكروموسوميتين القطبيتين والذى يفقد فى النهاية بسبب فشله فى دخول احدى نواتى الدور النهائى ٠

ومن المتوقع أن انفصام الجسر الثنائى السنترومير وفقد الكسـرة اللاسنترومبرية يؤديان الى أن الخلايا الأحادية المجموعة الناتجة من الانقسام الميوزى تفقد حيويتها ويتحقق دون شك هذا التوقع كلما بقيت النواتج الأربعة لخلية ميوزية واحدة لتكون جاميطات عاملة (كما فى ذكور الحيوانات) أو أبواغ لا جنسية (كما فى معظم النباتات الراقية) ٠ وقد يفسر هذا الغياب النسبى للانقلابات فى الأنواع الحيوانية التى يتكون فيها كيازمات فى كلا الجنسين (هوايت ١٩٥١) ٠ غير أننا فى الدروسوفلا لا نصادف انخفاضا فى حيوية الجاميطات نتيجة للحالة الخليطة للانقلاب ورغم ذلك تنتج حالات مميتة للزيجوت نتيجة للتلقيح باسبرمات منتقصة ٠

ففى الذكور يمكن تفسير الموقف بسهولة حيث لا يحدث فيها عبـور ولكن فى الاناث يجب فرض أن فشل الانقلابات فى خفض حيوية البيضات يرجع اما الى عدم حدوث عبور فى القطعة المنقلبة واما الى استبعاد الجسـر الثنائى السنترومير وعدم شمول نواة البيضة له ٠ وقد بين استرتفانت وبيدل (١٩٣٦) أن الفرض الثانى هو الصحيح وذلك على أسس وراثية ومن دراسة مستضيفة للعبور فى عدد من الانقلابات فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ٠ وقد قدم كارسون (١٩٤٦) تأكيدا سيتولوجيا لذلك فى السيارا ، حيث تمر دائما الكروماتيدة الثنائية السنترومير والناتجة من عبور مفرد فى منطقة الانقلاب الى الجسم القطبى وتبقى الكروماتيدة الداخلية التى لم تشترك فى العبور لتشملها نواة البيضة العاملة ٠

ويؤدى دون شك العبور الثلاثى والرباعى الخيوط فى مناطق الانقلاب الى خفض حيوية البيضات ولكن نظرا لندرتها النسبية فانها لا تخفض النسل



شكل ٦ ــ ٨ : بيان تخطيطى للتزاوج والعبور داخل انقلاب غير شامل للسنترومير فى الذرة ، موضحا نواتج العبور وتكوين الجسر فى الدور الانفصال الأول ، ومبينا التشكيل التزاوجى (أسفل الى اليسار) فى الدور الضام (فى فرد خليط للانقلاب) ٠

الا بقدر قليل ٠ غير أن نوفيتسكى (١٩٥٢) قد أوضح أن نظام التوجيه الانتقائى فى الدروسوفلا يجرى فقط على الكروموسومات الطرفية السنترومير

مثل الكروموسوم X ولكن عند حدوث عبور مزدوج رباعى الخيوط فى كروموسومات ذات ذراعين فان نواة البيضة تتلقى كروموسوما منتقصا وتنخفض بذلك حيوية البيضات ٠

ولا يعرف على وجه التأكيد ما اذا كان نفس الحال صحيحا فى الأكياس الجنينية للنباتات الراقية الا فى الذرة فقط ، وظروف البقاء والحيوية تتوقف على الطريقة التى يتكون بها الكيس الجنينى ٠ ففى الذرة ، حيث ينمو البوغ الكبير القاعدى ويكون الكيس الجنينى فان الظروف الموجودة تشير الى احتواء الخلية القاعدية على كروماتيدة لا عبورية ٠ ولكن حيث ان جسر الانقلاب ينفصم دائما أثناء الدور الانفصالى الأول وبذلك يمكن أن يشمل البوغ الكبير القاعدى الكروموسوم المنتقص وهكذا يؤدى الى حالة زيجوتية مميتة (رودز ودمبسى ١٩٥٣) ٠ وفى الزنبق ، حيث تصبح النويات الأحادية الأربع جزءا من جهاز الكيس الجنينى فان الظروف المحيطة تكون أكثر تعقيدا ونتوقع ، على الأقل ، نتيجة للعبور داخل الانقلاب عقما جزئيا فى البذور ٠

والانقلابات قد تكون طويلة أو قصيرة ولربما كان الانقلاب الذىوصفه بينتر (١٩٣٩) فى الدروسوفلا هو أصغر انقلاب أمكن ادراكه سيتولوجيا حيث يشمل فقط الشرائط $1E_1$-$_2$ فى الكروموسوم X ويظهر فى تهجين نوعى بين د ٠ ميلانوجاستر و د ٠ سيميولانز ٠ فقد وجد هورتن (١٩٣٩) أيضاً فى نفس التهجين انقلابات يبدو أنها تشمل شريطا واحدا أو شريطين ٠ ويقترح علاوة على ذلك ، وعلى أساس فشل التزاوج فى مناطق يظهر فيها أن تماثل الشرائط متوافر دون أى اضطراب ، وجود تنظيمات تصل فى صغرها الى درجة لا يمكن معها ادراكها ٠ ولا يزال موضوع وجود انقلابات لا يمكن رؤيتها مجهريا محتاجا الى الفصل فيه ٠ غير أن الانقلابات الطويلة هى أوفرها دراسة ٠ كما أنه مع ازدياد طول الانقلاب يزداد احتمال وقوع العبور المتعدد ٠

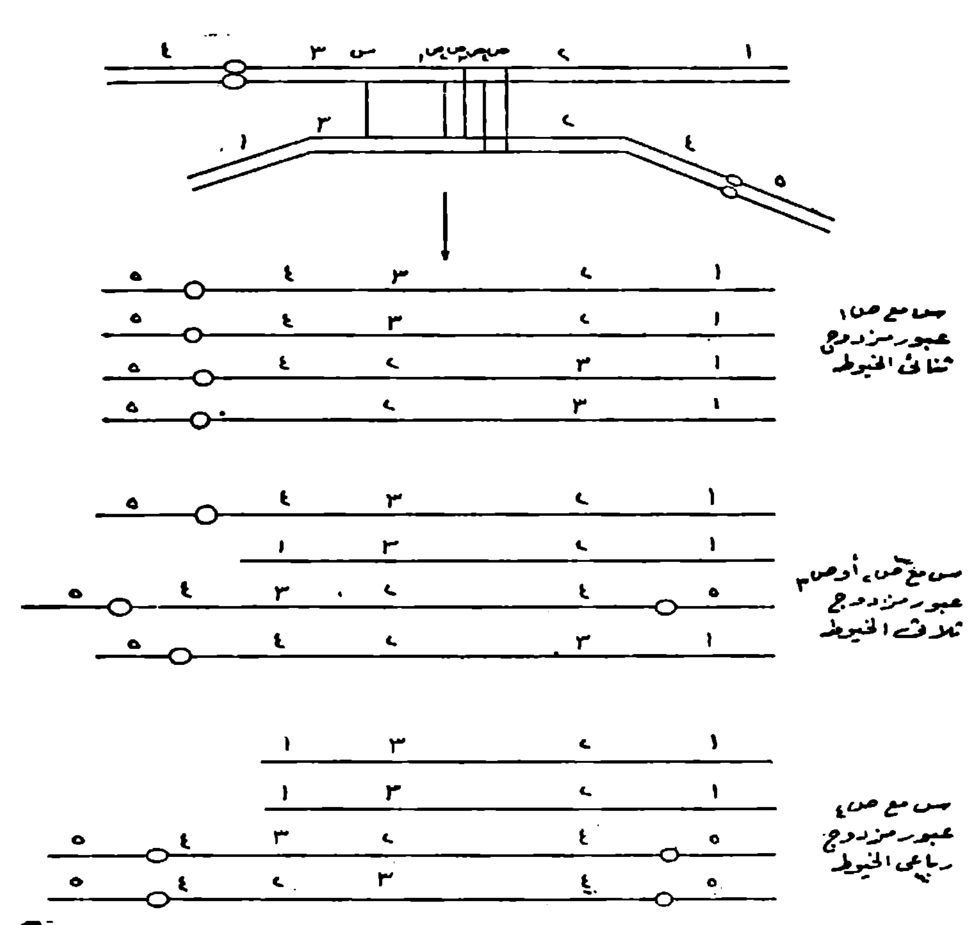
وعند حدوث عبورين فى قطعة منقلبة فان النتائج تتوقف على عـدد الكروماتيدات التى تشترك فيها ٠ ويمكننا أن نرى من الرسوم التخطيطية فى شكلى (٦ ــ ٩ و ٦ ــ ١٠) أن العبور المزدوج الثنائى الخيوط يعطى أربع كروماتيدات عادية اثنتان منها لا عبورية والأخرتان عبوريتان ٠ ومن الضرورى وجود اليلات فى الحالة الخليطة خارج وداخل الانقلاب فى نفس الوقت لاكتشاف

مثل هذه الحالة . ويعطى العبور الثلاثى الخيوط كروماتيدة لا عبورية وواحدة عبورية وجسرا ثنائى السنترومير مع كسرته اللاسنتروميرية . ويعطى العبور الرباعى الخيط جسرين ، كل منهما ثنائى السنترومير ومعهما كسرتان لاسنتروميريتان . ويؤدى التكرار والنقص فرضا الى موت نواتج الانقسام الميوزى الأربعة .

ومن ذلك يتضح جليا أن للانقلابات شأنا جديا فى استعادة أو عدم استعادة الكروماتيدات التى تشترك فى العبور ، حيث أن العبور المتعدد قليل الحدوث تحت مثل هذه الظروف من الخلط التركيبى . وقد استخدم باحث الوراثة الانقلابات فى الحالات التى يتطلب فيها التصميم التجريبى التخلص من العبور وعلى الأخص فى منطقة معينة من الكروموسوم . وبالطبع فانه مما يعزز الموقف استخدام انقلابات متعددة وبذلك يمكن بسهولة التخلص تماما من العبور فى كروموسوم معين . واذا أدخل فوق ذلك جين مميت داخل حدود الانقلاب فان ذلك يستخدم أيضا كوسيلة للاحتفاظ بالحالة التركيبية الخليطة الى ما غير حد . والسلالة Cl B الشهيرة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر . والتى كونها مولر لاجراء تجاربه الأولى للدراسات الاشعاعية ، تستمد فائدتها من المكون C وهو على صورة انقلاب يعمل ككابت للعبور والمكون l وهو مميت متنح يمنع تماثل الكروموسوم Cl B وتستخدم سلالات المميتات المتوازنة الأخرى نظاما مماثلا من الانقلابات والجينات المميتة .

ويمكن بسهولة فى الدروسوفلا تعيين حدود الانقلاب بمقارنة التسلسل الشريطى . ومع أن هذه الدقة السيتولوجية لا تتوافر فى كروموسومات أى حيوان أو نبات آخر فان طول الكسرة اللاسنتروميرية يهيىء وسيلة لتعيين الحدود التقريبية لأى انقلاب معين ، فيكون طول الكسرة ضعف طول الجزء غير المنقلب من الموضع الأقصى للانفصام الى آخر الكروموسوم مضافا اليه طول المنطقة المنقلبة مرة واحدة . ولذلك فان نفس الحجم للكسرة قد ينشأ من انقلابين يختلفان فى النقط القصوى والدنيا للانفصامات . ولذلك يتحتم استخدام تشكيلات الدور الضام غير أنه يصعب مشاهدتها فى وضوح فى معظم الكائنات فيما عدا الذرة .

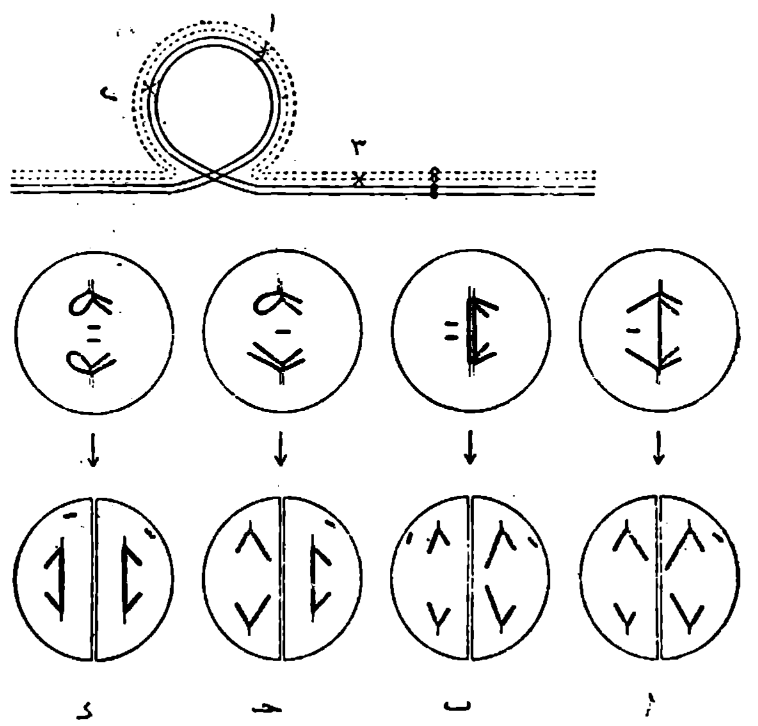
وقد يوجد أحيانا أكثر من انقلاب واحد فى ذراع الكروموسوم ، وفى حالة وجود اثنين منها مثلا ، فقد يكون أحدهما بالنسبة للآخر ، مجاورا



شكل ٦ ــ ٩ : بيان تخطيطى يوضح نتائج العبور المزدوج داخل انقلاب غير شامل للسنترومير (فى فرد خليط للانقلاب) ٠

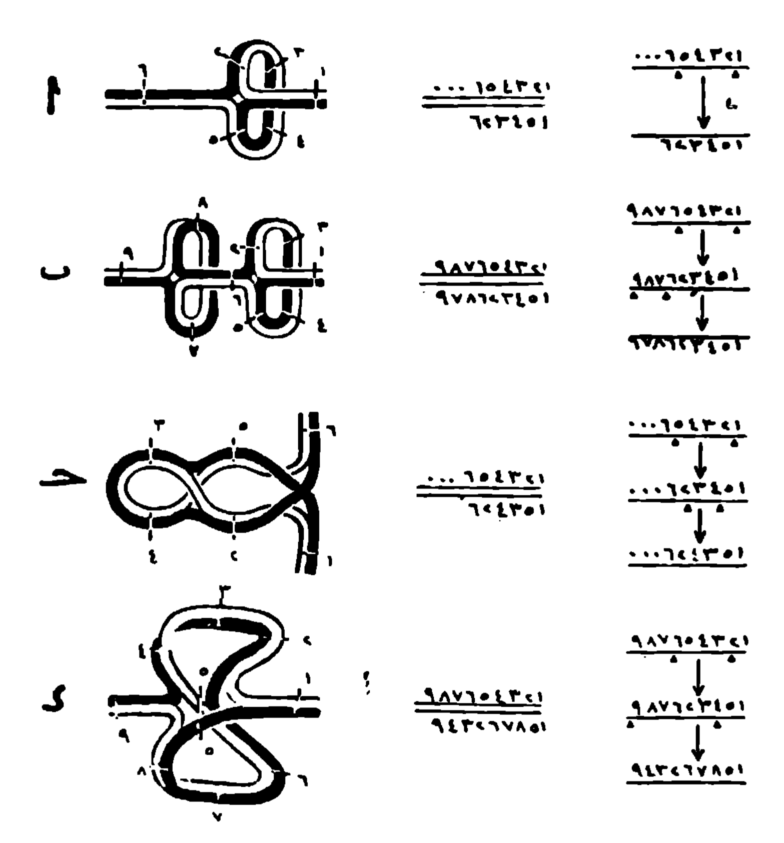
أو مشمولا ، أو متداخلا ٠ ويصور شكل (٦ ــ ١١) تشكيلات التزاوج وطرق النشأة لهذه الطرز ٠ وقد وجد الكثير منها فى كروموسومات الغدد اللعابية فى العشائر البرية للدروسوفلا ٠ وقد استخدم دوبزانسكى (١٩٥١) بصفة خاصة الانقلابات المتداخلة لتتبع تاريخ التسلسل الجينى فى الكروموسوم الثالث للدروسوفلا سودوأبسكيورا (انظر باب ١٥) ٠

الانقلابات التى وصفناها للآن هى التى تنحصر فى ذراع واحـــدة للكروموسوم ٠ وهذه تعرف بالانقلابات غير الشاملة للسنترومير وهى أكثر



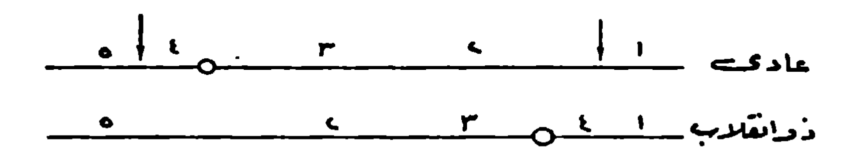
شكل ٦ ـ ١٠ : التشكيلات الكروموسومية فى الدور الانفصالى الأول والدور الانفصالى الثانى الناتجة من توافيق مختلفة للعبور داخل انقلاب غير شامل للسنترومير • (أ) من عبور مفرد عند الموضع (أ) أو الموضع (٢) داخل الانقلاب • (ب) من عبور مزدوج رباعى الخيوط عند الموضعين (١) و (٢) • (جـ) من عبورين احدهما داخل الانقلاب والثانى خارجه عند الموضعين (٢) و (٣) • (د) من عبور ثلاثى عند المواضع (١) و (٢) و (٣) •

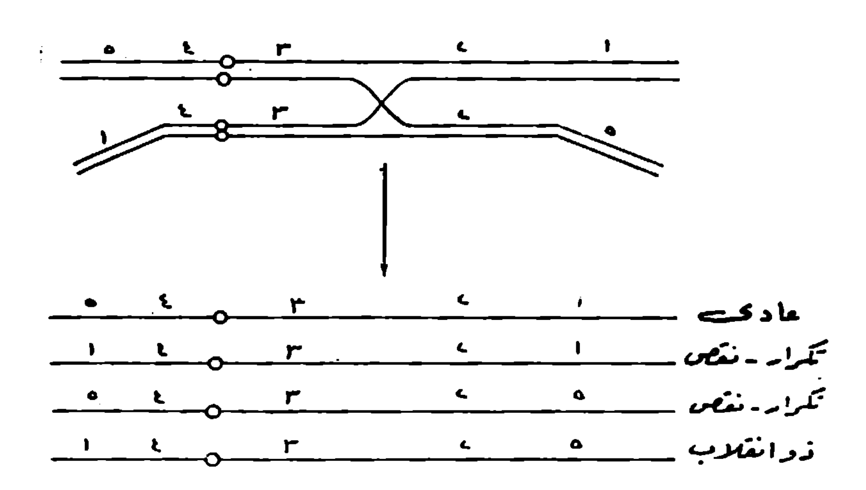
طرز الانقلاب شيوعا • وهناك طراز آخر يعرف بالشامل للسنترومير يشمل أجزاء من الذراعين ويشمل السنترومير أيضا • ومن الواضح أنه اذا كانت نقطتا الانفصام اللتان تكون الانقلاب عن طريقهما ، على بعدين متساويين من السنترومير ، فان شكل الكروموسوم يبقى دون تغيير • أما اذا وقعتا على بعدين مختلفين من السنترومير ، فمن الواضح أن موقع السنترومير فى الكروموسوم يتغير • ولا يمكن فى الوقت الحاضر أن نقدر المدى الذى أسهم به هذا الطراز من التغير فى تعديل أشكال الكروموسومات فى العشـــائر الطبيعية • الا أنه يوجد ، فى أنواع معينة من الدروسوفلا ، وفى أفـراد مستقيمة الأجنحة ، ما يشير بقوة الى أن الانقلابات الشاملة للسنترومير كان لها تأثير فى انتاج طرز مجموعية جديدة •



شكل ٦ ــ ١١ :بيان تخطيطى للتزاوج الكروموسومى بين كروموسومات الغدد اللعابية فى د • سودوبيسكيورا لحالات خليطة لطرز شتى من الانقلابات • (أ) انقلاب مفرد • (ب) انقلابان مستقلان • (جـ) انقلابان احدهما يشمل الآخر • (د) انقلابان متراكبان (متداخلان) • الرسوم التى الى اليسار توضح نشأة الانقلابات حيث تشير المثلثات السوداء الى نقط الانفصامات •

غير أن الانقلاب الشامل للسنترومير له أهمية فيما يتعلق بالنواتج الكروماتيدية للعبور . فكما يبين شكل (٦ ــ ١٢) ، لا يعطى العبور المفرد داخل ثنية الانقلاب كروماتيدة ثنائية السنترومير وكسرة لاسنتروميرية ولكن بدلا من ذلك ، تنتج كروماتيدتان جديدتان طرفا كل منهما متماثلان فى محتوييهما الجينى • فمن الواضح أنه قد نتج تكرار مصحوب بنقص مما يترتب عليه حدوث عقم • ولكن لا يمكن ادراك الانقلاب سيتولوجيا الا فى الدور الضام للانقسام الميوزى ، أو عن طريق اثبات انتاج كروموسومات ذات نهايتين متماثلتين للذراعين •



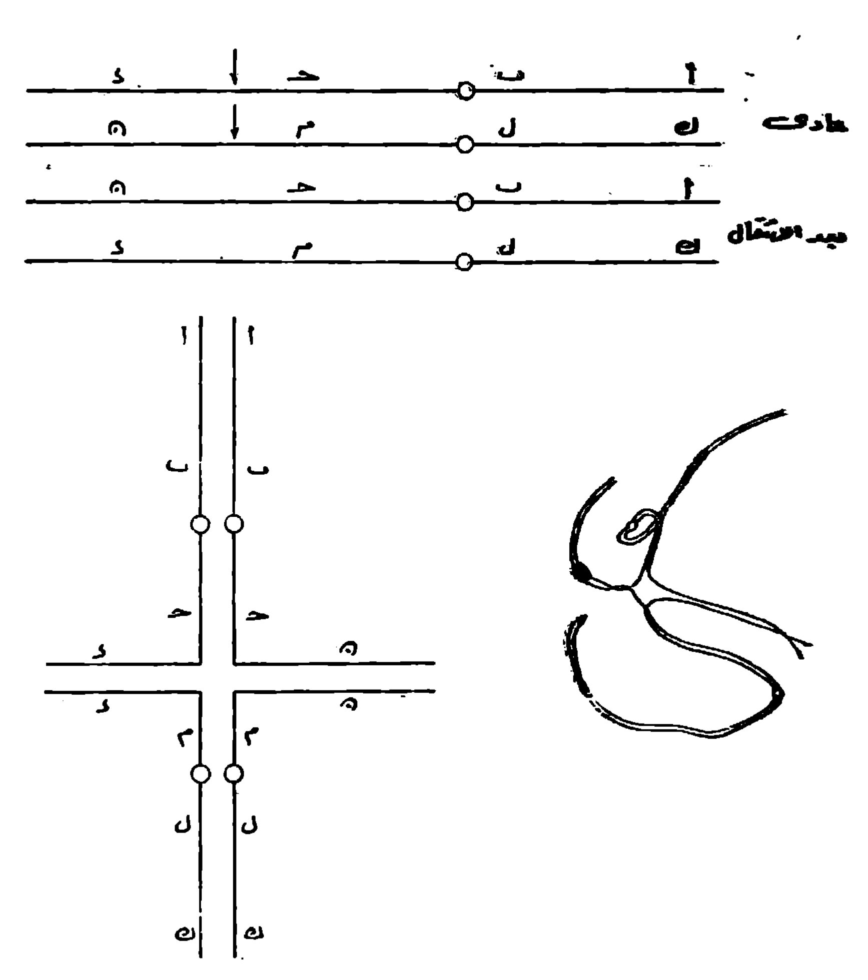


شكل ٦ ـ ١٢ : بيان تخطيطي يوضح الطريقة التي ينشأ بها انقلاب شامل للسنترومير ونتائج العبور داخله • تشير الأسهم الى نقط الانفصام • وقد بينت كروماتيدات التكرار المصحوب بنقص •

الانتقالات

اذا حدث انفصام بكروموسومين وحدث تبادل مشترك للأجزاء بينهما عن طريق الالتحام فان هذا يعرف بالانتقال المتبادل (شكل ٦ ـ ١٣) • ويكون سلوك الكروموسومين الجديدين طبيعيا اذا احتوى كل منهما على سنترومير واحد • أما اذا وقع الالتحام بحيث يعطى كروموسومات ذات سنتروميرين أو عديمة السنترومير فان هذه مصيرها الاستئصال ، حيث انها سوف تفشل في الانفصال طبيعيا أثناء انقسام الخلايا •

وتعرف أيضا طرز أخرى للانتقال ، فالانتقال البسيط ، وهو نادر الحدوث أو هو لا يحدث على الاطلاق ، وهو يشمل انتقال طرف لواحد من الكروموسومات واتصاله بنهاية كروموسوم آخر • والظاهرأن الكروموميرات



شكل ٦ ــ ١٢ : بيان تخطيطى يوضح الطريقة التى ينشأ بها خليط الانتقال وطابع التزاوج الكروموسومى به فى الدور الضام • الرسم الموجود بأسفل الشكل الى اليمين يمثل انتقال خليط فى الذرة فى الدور الضام حيث مثل زوجى السنتروميرات بدوائر مفتوحة • كما مثلت عقدة على الذراع الطويلة من الكروموسوم الثانى كجسم أسود •

النهائية (تيلوميرات) للكروموسومات السليمة تمنع اضافة أجزاء غريبة من الكروماتين بعدها • والاحلال البينى ، هو انتقال تؤخذ فيه قطعة بينية من ذراع أحد الكروموسومات واعادة احلالها اما فى نفس الذراع ولكن فى موضع مختلف ، واما احلالها فى موضع بينى فى الذراع الأخرى أو فى أى كروموسوم غير نظير • وطبعا لا يمكن أن تجرى عملية نقل كهذه الا اذا توافرت ثلاثة

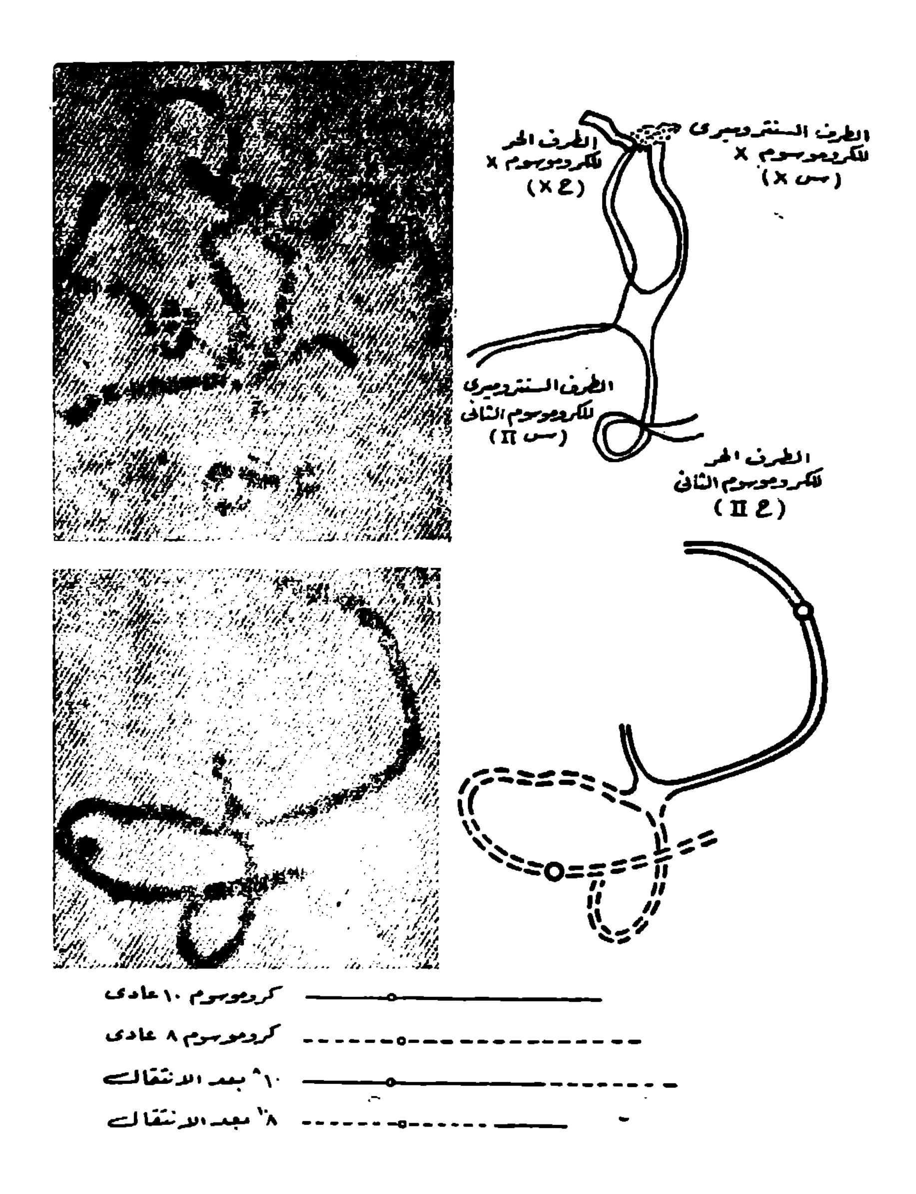
انفصامات فى نفس الوقت • ومن الممكن حدوث انتقالات أكثر تعقيدا من التى وصفت ، فقد وصف كاوفمان (١٩٤٣) مثلا تغيرا يشمل ٣٢ انفصاما ولكن أكثرها شيوعا هو الانتقالات من الطراز المتبادل أو من طراز الاحلال البينى •

والانتقالات مثل الانقلابات ، قد توجد اما فى الحالة الأصيلة ، أو فى الحالة الخليطة • وهذا مع توافر عدم مصاحبة التغير ، موضع البحث ، بتأثير مميت ، كما هو الحال فى الدروسوفلا • وتسلك الكروموسومات المتماثلة للانتقال كما تسلك الكروموسومات العادية التى نشأت منها فيما عدا استتباب مجموعات ارتباطية جديدة • واذا تمكنت هذه التنظيمات الجديدة من الاستدامة فى الطبيعة ، فمن الممكن أن تؤدى الى نشأة سلالة كروموسومية جديدة •





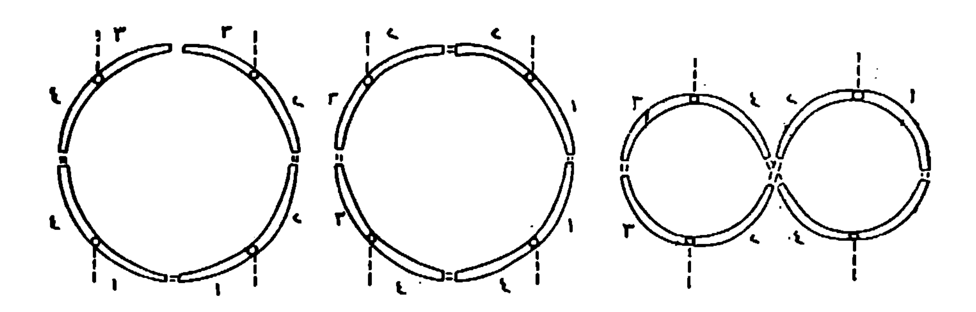
شكل ٦ ـ ١٤ : مركبات انتقال فى بايونيا كاليفورنيكا • الرسوم السفلى هى تمثيل تخطيطى للصور الفوتوغرافية التى تعلو كلا منها • (الى اليسار) حلقتان رباعيتان بالاضافة الى حلقة ثنائية وتظهر احدى الحلقتين كسلسلة مفتوحة • (الوسط) حلقة مكونة من عشرة كروموسومات تظهر هنا كسلسلة مفتوحة نتيجة لفشل تكوين احدى الكيازمات التى تغلقها ، (الى اليمين) حلقة مكونة من ثمانية كروموسومات بالاضافة الى حلقة ثنائية • الكروموسومان E و D يمكن التعرف عليهما بسهولة •



شكل ٦ ــ ١٥ : انتقالان أحدهما فى السيارا والآخر فى الذرة • (أعلى) انتقال X - II كما يظهر فى كروموسومات سيارا كوبروفيلا • تمثل (س) فى الرسم أطراف الكروموسومين المتصلة بالسنترومير و (ح) الأطراف الحرة لهما • (أسفل) انتقال ٨ ــ ١٠ فى الذرة ، الى اليسار كما يرى فى نواة الدور الضام للخلية الامية للأبواغ الصغيرة والى اليمين رسم تخطيطى يوضح تعريف الكروموسومين فى مركب الانتقال • وقد عملت رسوم تخطيطية ، فى أسفل الشكل ، للكروموسومين العاديين وللكروموسومين بعد الانتقال •

وهذه نادرة نسبيا فى الحيوانات ولكنها شائعة فى بعض الاجناس فى النبات مثل الاونوثيرا والداتورا · ومن الممكن تمييز الأفراد الخليطة للانتقال بسهولة عن طريق التشكيلات التزاوجية المميزة التى تكونها أثناء الدورين التمهيدى والاستوائى للانقسام الميوزى الأول · وهذا موضح فى شكل (٦ ــ ١٤) · وحيث ان التناظر هو الذى يعين التزاوج فان التزاوج الكامل يتطلب أن يكون كروموسوما الانتقال تشكيلا صليبيا فى الدور الضام يتبادل فيه كل من الكروموسومين شريكه فى التزاوج عند نقطتى الانفصام الخاصتين بالانتقال · وتسمح هذه العلاقة بتعيين نقطتى الانفصام للانتقال وذلك على فرض أن السلوك التزاوجى دقيق ، حيث أن التزاوج غير النظيرى كالذى نصادفه فى الذرة يقلل من دقة هذا التحديد · واذا تكونت كيازمات فى كل من الأذرع المتزاوجة فانه ينشأ عن ذلك حلقة من أربعة كروموسومات · واذا فشلت ذراع فى تكوين كيازما ، كما قد يحدث لو أن الانتقال كان يشمل جزءا صغيرا من طول الكروموسوم ، فانه ينشأ عن ذلك سلسلة من أربعة كروموسومات · وتحدد درجة الانزلاق الطرفى شكل الحلقة أو السلسلة فى الدور التشتتى أو الدور الاستوائى · ويوضح (شكل ٦ ــ ١٥) انتقالين كما نراهما فى السيارا وفى الذرة · ومن الممكن فى كروموسومات الغدد اللعابية فى ذات الجناحين ادراك الانتقال بسهولة · ويسمح التركيب الشريطى بتعيين نقطتى الانفصام بكل دقة وثقة · واذا كان هناك جينات معروفة مجاورة لنقط الانفصام فانه يمكن باختبارات الارتباط تحديد ما اذا كانت قد ظلت كما هى من قبل أو قد ذهبت مع القطعة المنتقلة ·

ويمكن أن تنتظم حلقة الانتقال ، المكونة من أربعة كروموسومات عند وصولها الى الصفيحة الاستوائية ، فى عدة أوضاع · وحيث أن هذه الأوضاع المختلفة تحدد الطريقة التى تتوزع بها الكروموسومات فان كل منها نتائجها الوراثية · والشكل (٦ ــ ١٦) يوضح الأوضاع الثلاثة الممكنة ونتائجها فى الدور الانفصالى · وفى الطرازين الوضعيين ، تجاورى ــ ١ وتجاورى ــ ٢ ، تنتظم الحلقة بحيث يذهب كروموسومان متجاوران الى نفس القطب فى الدور الانفصالى ، وبينما تختلف الجاميطات المتكونة ، كل منها عن الأخرى ، فان كلا منها يحوى فى نفس الوقت تكرارا ونقصا لمناطق معينة من الكروموسومين وتختلف نتيجة الوضع الثالث فى أن كل كروموسومين متقابلين يذهبان الى نفس القطب · وتكون الجاميطات المتكونة من نوعين فيحتوى أحدهما على



شكل ٦ ـ ١٦ : رسم تخطيطي لتوجيه اوضاع الكروموسومات في حلقة انتقال رباعية • وضع تبادلي الى اليمين ، ووضعان تجاوريان ، تجاوري ـ ١ في الوسط ، وتجاوري ـ ٢ الى اليسار ويؤدي الانعزال من هذه الأوضاع ، الى جاميطات حية من الوضع التبادلي ، والى جاميطات ذات تكرار ونقص من الوضع التجاوري ـ ١ مع ذهاب كل سنتروميرين نظيرين الى نفس القطب ، والى نفس الطراز من الجاميطات من الوضع التجاوري ـ ٢ ولكن مع ذهاب كل سنتروميرين غير نظيرين الى نفس القطب •

المجموعة العادية للكروموسومات ويحتوى الثاني على المجموعة التي بها الانتقال• ولا يحوى كل من نوعي الجاميطات نقصا أو تكرارا في أى شكل من الأشكال ، حيث ان كلا منهما به محتوى جيني كامل ممثل بالكروموسومين •

فاذا كان وقوع هذه الطرز الثلاثة من التوجيه يحدث بطريقة عشوائية فاننا نتوقع ان الانتقال يؤدي الى عدم حيوية ثلثي الجاميطات تقريبا • غير أنه في النباتات ، وعلى الاخص في الذرة (برنهام ١٩٣٤) حيث درست الظاهرة دراسة مستفيضة ، وجد أن العقم ، مقدرا بنسبة البذور غـير الحية أو حبوب اللقاح البائرة ، أقرب الى ٥٠٪ • ويمكن أن يعني هذا فقط أن الترتيب المتعرج في الدور الاستوائي في الذرة ، والذي يؤدي الى التوزيع المتبادل للكروموسومات الى نفس القطب ، يحدث بنسبة تقارب ٥٠٪ • وفي الدروسوفلا أمكن بيان أن هناك تلازما مؤكدا بين طراز الانفصال ومقدار العبور الذي يحدث في المناطق المنتقلة (براون ١٩٤٩ ، بيبكين ١٩٤٠) • كما وجد أيضا جلاس (١٩٣٥) أن الانفصال في الأفراد الخليطة للانتقـال في الدروسوفلا ليس عشوائيا ، حيث يوجد التواء مؤكد الى ناحية التوافيق غير المميتة • ولكنه عزا ذلك الى استتباب محور واحد سبقي التعيين للانفصال• وهو يشعر ، خلافا لآراء براون وبيبكين ، بأن تعيين المحور لا يتأثر بالعبور •

ومن المحتمل أن توجيه الحلقة الرباعية على الصفيحة الاستوائية تحكمه عدة عوامل • وهذه العوامل هى :

١ ـ طول الكروموسومات الداخلة فيها •

٢ ـ موضع الانفصامات •

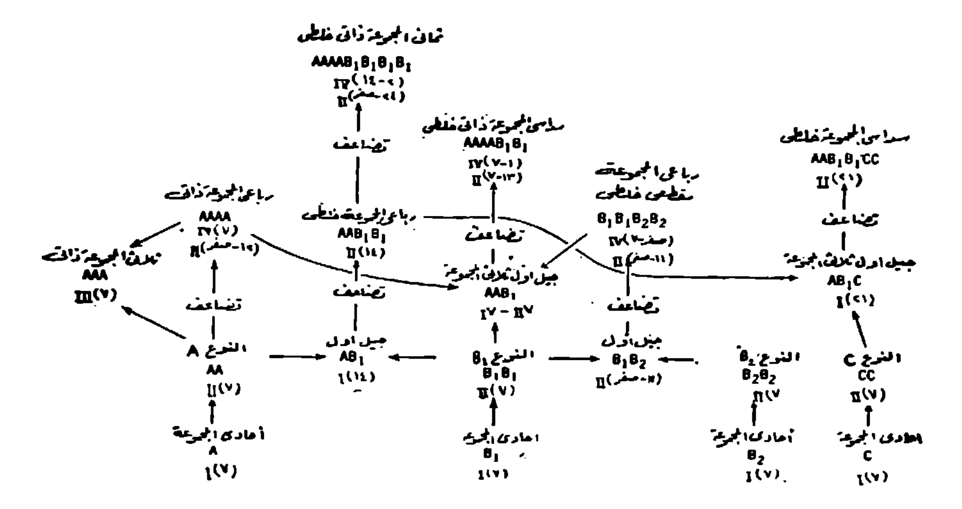
٣ ـ عدد ومواضع الكيازمات •

٤ ـ درجة الانزلاق الطرفى للكيازمات •

والمفروض أنه كلما زادت مرونة الحلقة زادت الفرص لسهولة حركة الكروموسومات وجعلها فى الوضع المناسب ليعطى انفصالا متبادلا • ولكن سنبحث بتفصيل أوسع فى باب قادم أهمية موضوع الانعزال التفضيلى ، المعروف حدوثه فى المركبات الانتقالية المستتبة تماما ، كالموجودة فى الاونوثيرا •

وعلى الرغم من عدم حيوية جاميطات التكرار والنقص فى النباتات ، بسبب عدم قدرة الطور الجاميطى على تحمل مثل هذه التغيرات الجينية ، فان مثل هذه الجاميطات يمكنها أن تعيش فى الحيوان • ففى الدروسوفلا يبدو أن فقد أو كسب الجينات لا يؤثر على حيوية البيضات والاسبرمات وهى فى الحالة الأحادية المجموعة ، كما بينه بريدجز (سنة ١٩١٦) فى دراساته عن عدم الانفصال ، وكما تبين من الحقيقة بأن الاسبرم الحامل للكروموسوم Y الذى يفتقد معظم جينات الكروموسوم X يقوم بوظيفته تماما كما يقوم بها الاسبرم الحامل للكروموسوم X • وهذا صحيح أيضا بالنسبة لباقى الكروموسومات ، وهو الأمر الذى اتضح من الحقيقة التى كشفتها دراسات النسل الناتج من فردين خليطين لانتقال معين ، يشمل الكروموسومين الثانى والثالث ، بأنه يمكن الحصول على أفراد من اتحاد جاميطتين من طراز التكرار والنقص اذا كانتا من طراز يكمل الواحد منهما الآخر • فالجزء الغائب أو الجزء الناقص فى احدى الجاميطتين يعوض من الجاميطة الأخرى لكى توفر هيئة جينية كاملة ثنائيه المجموعة •

تشمل الانتقالات التى نوقشت للآن كروموسومين فقط غير نظيرين • غير أنه اذا حدث انتقال ثان بين ذراع أحد هذين الكروموسومين ، الحاملين للانتقال الاول ، وبين كروموسوم ثالث غير نظير فان حلقة مكونة من ستة



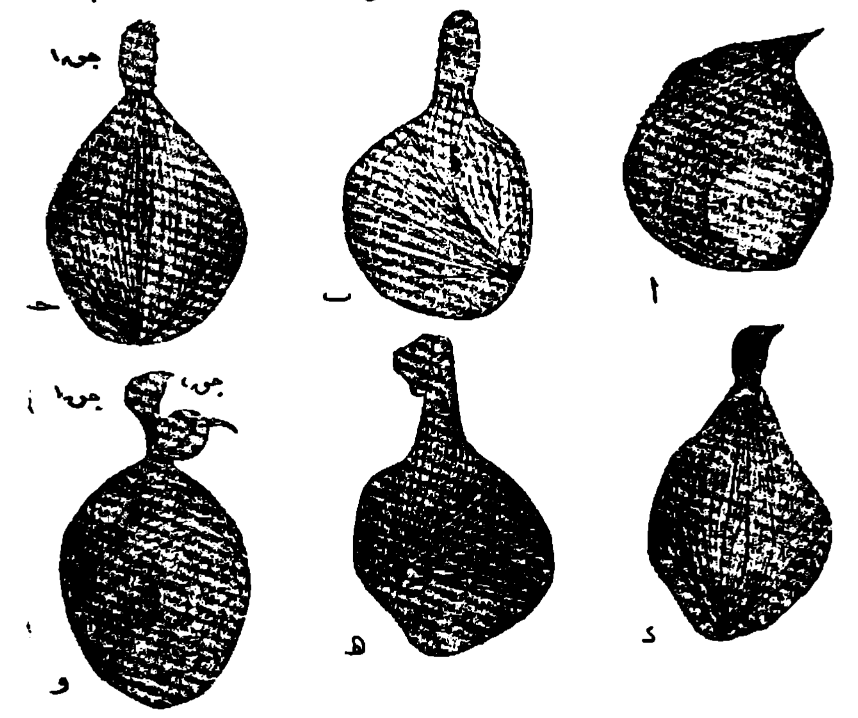
شكل ٦ ــ ١٧ : بيان تخطيطى يوضح العلاقات والتركيب الجينومى وطرق نشـأة المتعددات النموذجية : الذاتية والخلطية والمقطعية : الخلطية ، والذاتية الخلطية ٠

احادى المجموعة : قد تكون وحدة المجموعة حالة طبيعية أو شاذة ٠ فمراحل الأطوار الجاميطية ، فى النباتات الدنيئة وفى الذكور فى بعض الحشرات المعينة مثل النحـل والدبابير وأنواع أخرى من غشائية الأجنحـة ، تكون بانتظام أحادية المجموعة ٠ ويسير انتاج الجاميطات بحالة طبيعية حيث ان هذه الكائنـات قد واممت نفسها ، من الوجهة التطورية ، لهذه الصورة من الوجود ٠

وتختلف عمليات الانقسام الميوزى فيها باختلاف الأنواع ٠ ففى الخلايا الميوزية لذكر نحل العسل مثلا ، لا يمكن أن يحدث تزاوج بين الكروموسومات غير النظيرة المختلفة ولكنه قد أمكن تخطى هذا بحذف الانقسام الميوزى الأول عمليا (شكل ٦ ــ ١٨) حيث تذهب كل الكروموسومات الى خلية واحـدة ولا يمر منها شىء الى برعم سيتوبلازمى يقتطع من الخلية الميوزية ٠ أما الانقسام الثانى للعملية الميوزية ، الذى يكون عادة انشطاريا فهو عادى فيما عدا انقسام السيتوبلازم فانه لا يكون متسـاويا فتنتج عنه خليتان شقيقتان مختلفتا الحجم ٠ وتتحول الكبيرة منهما فقط الى اسبرم عامل ٠ ويترتب على ذلك عدم حدوث اختزال فى عدد الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزى ٠ وهو انقسام ميوزى شاذ اذا قورن بالانقسام الذى يجرى فى الكائنات الثنائية المجموعة ٠

وفى الحشرات الغشائية الأجنحة الأخرى يسقط تماما الانقسام الأول للعملية الميوزية • ولا يبقى ليؤلف عملية النضج الا انقسام ميتوزى واحد يعــطى خليتين اسبرميتين من كل خلية أمية اسبرمية •

أما الأفراد الأحادية المجموعة الشاذة ، التى تكون طبيعيا ثنائية المجموعة، فلا يمكنها تنسيق طريقة سلوكها الميوزى ليتفق مع عدد الكروموســومات الموجود ، ونتيجة لذلك تكون العملية الميوزية شديدة الشذوذ • وتمــر الكروموسومات ، وهى مفتقرة الى كروموسومات نظيرةتتزاوج معها ،كوحدات أحادية الى الصفيحة الاستوائية حيث تتوزع عشوائيا (وقد ينقسم البعض



شكل ٦ ــ ١٨ : انقسامات الخلية الأمية للاسبرمات فى نحل العسل ــ يقع انقسامان ولكن الثانى منهما فقط هو الانقسام العامل وهو كذلك انقسام انشطارى • لا يحتوى الجسم القطبى الأول (جق ١) أية كروموسومات ولكن الجسم القطبى الثانى (جق ٢) يحتوى عليها •

انشطاريا فى بعض الأحيان) • وحيث ان هذا قد يؤدى الى تكوين جاميطات أو أبواغ منتقصة ، فان العقم فى مثل هذه الأفراد الأحادية المجموعة جاميطات مرتفعا جدا • الا أنه قد يحدث أحيانا أن تنتج أحاديات المجموعة جاميطات عاملة كما هو متوقع على أساس التوزيع العشوائى ، فاذا كان احتمـــال

ذهاب أى كروموسوم معين الى نواة انفصالية معينة هو ½ . فان احتمال الحصول على جاميطة فعالة ٢ (½)ن حيث تساوى ن عدد الكروموسومات فى المجموعة الأحادية • ومن الجلى أنه كلما زاد العدد الأحادى نقص احتمال تكوين الجاميطات الحية الفعالة •

وفى النباتات ، حيث قد شوهدت الأفراد الأحادية المجموعة بمعدل أعلى من الموجود فى الحيوانات ، يمكن اعتبار أن هذه الأفراد تتميز بصفة عامة بانها أصغر فى الحجم من الأفراد الثنائية التى نشأت منها ، وليست هذه ميزة مطلقة حيث قد ذكر كريستنسن وبامفورد (١٩٤٣) أن النباتات الأحادية المجموعة فى الفلفل تماثل فى الحجم النباتات الثنائية المجموعة • وتهيىء درجة العقم العالية أول مميز لتعرف عليها • ويتبع ذلك فحص حجم خلايا الثغور وبعدها التعيين المباشر للأعداد الكروموسومية • ومثل هذا التعرف الايجابى قد عمل فى الذرة والشيلم والدخان والداتورا وأنواع أخرى من النباتات وفى نوعين من البريصات (ايفانوف ١٩٣٨ ، فرانكهوزر ١٩٣٧ ، فرانكهوزر وجريفيت ١٩٣٩) وكانت هذه الحيوانات صغيرة وشاذة مورفولوجيا وفسيولوجيا وفشلت فى أن تصل الى دور البلوغ قبل موتها •

ويمكن انتاج أحاديات المجموعة بطرق متنوعة • ففى النباتات ، يمكن تنبيه (تحفيز) بيضة غير مخصبة لتبدأ النمو عن طريق حبوب لقاح لا تأخذ أى دور بعد ذلك فى عمليات التكوين أو عن طريق نوع من الهزات البيئية • ومعظم الأفراد الأحادية المجموعة قد اكتشفت مصادفة ولم تحدد طريقة نشأتها • ولكن يشير تشيس (١٩٤٩) الى أن طراز الأب الحامل لحبوب اللقاح فى الذرة له تأثير فى تعيين نسب حدوث أحاديات المجموعة • وقد أنتج كوستوف (١٩٢٩) نباتا أحادى المجموعة فى الدخان يظهر صفات الأب الذكر مما يشير الى أن الاسبرم الذكرى اخترق الكيس الجنينى وبعد ذلك نما تلقائيا فى حين أن البيضة قد فشلت فى القيام بوظيفتها • واستحدث فرانكهوزر(١٩٣٧) أحاديات المجموعة فى البريصة عن طريق تقسيم البيضة الى نصفين بعد دخول الاسبرم ولكن قبل حدوث الاندماج بين النواتين •

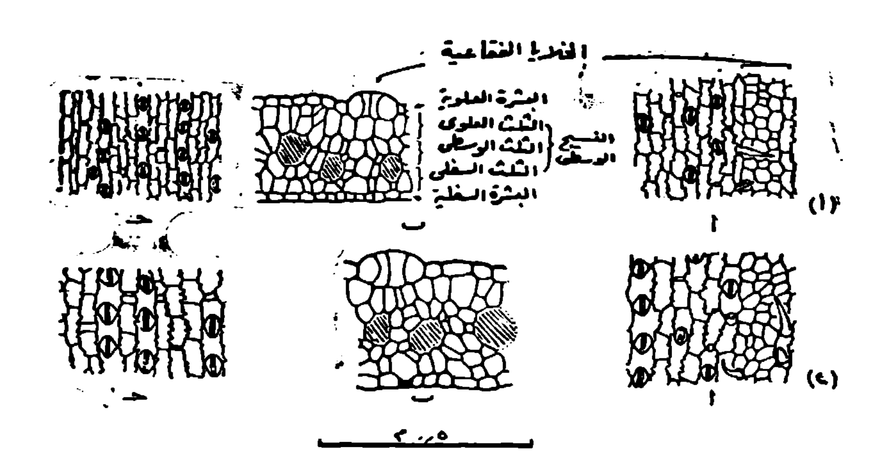
وأحاديات المجموعة بطبيعتها ذات أهمية لسببين • أولا : أنه بمجرد الحصول عليها فى النباتات يمكن مضاعفة العدد الكروموسومى ، باستخدام الكولشسين أو أنها قد تعطى بذورا نتيجة للاخصاب الذاتى ، ومثل هذا

النسل يكون تام التماثل لجميع الجينات . وبذلك نحصل فى خطوة واحدة على حالة كانت تحتاج الى أجيال عديدة للوصول اليها عن طريق تربية الاقارب • ويمكن تقدير أهمية ذلك بسهولة فى تربية النبات حيث تعتبر حالة التطابق الجينى التام ، الصنوية الجينيــة ، عاملا هاما فى تصميم التجارب (تشيس ١٩٤٩) • وثانيا : تهيىء دراسة الانقسام الميوزى فى أحادى المجمـــوعة حلا للوصول الى طبيعة الهيئة الكروموسومية الأساسية•ففى النباتات الأحادية المجموعة فى الذرة الرفيعة مثلا ، والتى تحتوى على عشرة كروموسومات بدلا من العشرين الموجودة فى الحالة العادية ، نجد فى معظم الخلايا عشر وحدات أحادية (براون ١٩٤٣) • غير أنه قد يوجد أحيانا فى بعض الخلايا وحدة ثنائية مما يشير الى أحد أمرين . اما الى أن العدد عشرة ليس هو العدد الأساسى واما الى وجود تكرارات • وقد اكتشف موقف مماثل فى الفلفل (ن = ١٢) ووجد عدد من الوحدات الثنائية وصل الى ستة ٦ II ، ممــا يشــير الى أن هذا النبات ، والمفروض أنه ثنائى المجموعة ، هو فى الحقيقة متعـــدد المجموعات ، وفيه كثير من الجينات ان لم يكن جميعها مكررا (كريستنسن وبامفورد ١٩٤٣) • وهذا أمر له أهميته فى النباتات الاقتصادية وذلك عند تعيين وراثة صفة معينة •

التعدد المجموعى الذاتى : اذا رمزنا الى المجموعتين النظيرتين الموجودتين فى نوع ثنائى المجموعة بالحرفين AA ، كما هو مبين فى شكل (٦ ــ ١٧) ، يصــبح اذا ثلاثى المجموعة الذاتى AAA ورباعى المجموعة الذاتى AAAA . ويمكن أن ينشأ الأخير مباشرة من فرد ثنائى المجموعة عن طريق مضاعفة عدده الكروموسومى ، اما بتضاعف الخلايا الجسمية واما باتحاد جاميطتين ثنائيتين للمجموعة (غير مختزلتين) بينما يمكن أن ينشأ الأول كنســـل لتلقيح بين أب رباعى المجموعة وآخر ثنائى أو من أبوين ثنائيين عن طـريق اتحاد جاميطة غير مختزلة بأخرى مختزلة • والأفراد الرباعية المجمـــوعة الذاتية التى كان يعتقد فى وقت ما أنها شائعة الوجود فى الأنواع النباتية (مونتسينج ١٩٣٦) يعتقد الآن أنها نادرة نسبيا فى الطبيعة (كلوزن وكيك وهيزى ١٩٤٥ ، واستبنز ١٩٥٠) • ويمكن باستخدام الكولشسين الحصول صناعيا بسهولة نسبيا على رباعيات المجموعة الذاتية كما يمكن عمل مقارنة بينها وبين أسلافها الثنائية التى نتجت منها •

والرباعيات الذاتية للمجموعة أكبر فى كثير من الوجوه من ثنائيـــات

المجموعة التى نشأت هى منها وذلك نتيجة لزيادة فى حجم الخلية (شكل ٦ ــ ١٩) ٠ غير أنه لا يمكن استعمال هذا المميز دون تدقيق حيث ان زيادة الحجم تتوقف على التركيب الجينى للأفراد الثنائية المجموعة التى نشأت منها الرباعيات الذاتية للمجموعة ، ففى النبات النجيلى ستيبا ليبيدا (استبنز ١٩٤١) نجد أن الرباعيات الذاتية للمجموعة المستمدة من نباتات شقيقة مختلفة ثنائية المجموعة يحمل بعضها أوراقا أعرض والبعض الآخر أوراقا أضيق من النباتات الثنائية التى نشأت منها ٠ غير أنه يوجد بصفة عامة زيادة فى حجم أجزاء النبات المختلفة ، وتأخير فى النمو وفى الازهار ، وتوجد غالبا زيادة فى غمق لون الأوراق تدريجا فى النباتات الأحادية المجموعة الى الثنائية الى الرباعية المستمدة من نفس المصدر الوراثى ، وهذه ظاهرة مرئية يمكن غالبا تأكيدها بتعيين حجم خلايا الثغور أو حبوب اللقاح ٠ غير أنه باجتياز المستوى الرباعى للتعدد ، يجد المرء أن الزيادةفىالعدد الكروموسومى تنتج عنها غالبا أنواع من الشذوذ مثل القزمية (التقزم) وتجعيد الأوراق وضعف النباتات (استبنز ١٩٥٠) ٠ والمفروض أن هذا ينشأ كنتائج وراثية للتعدد المجموعى ٠ وتتوقف درجة التعدد الذى يحدث عندها اختلال التوازن على النوع أو حتى على الفرد موضع البحث ٠

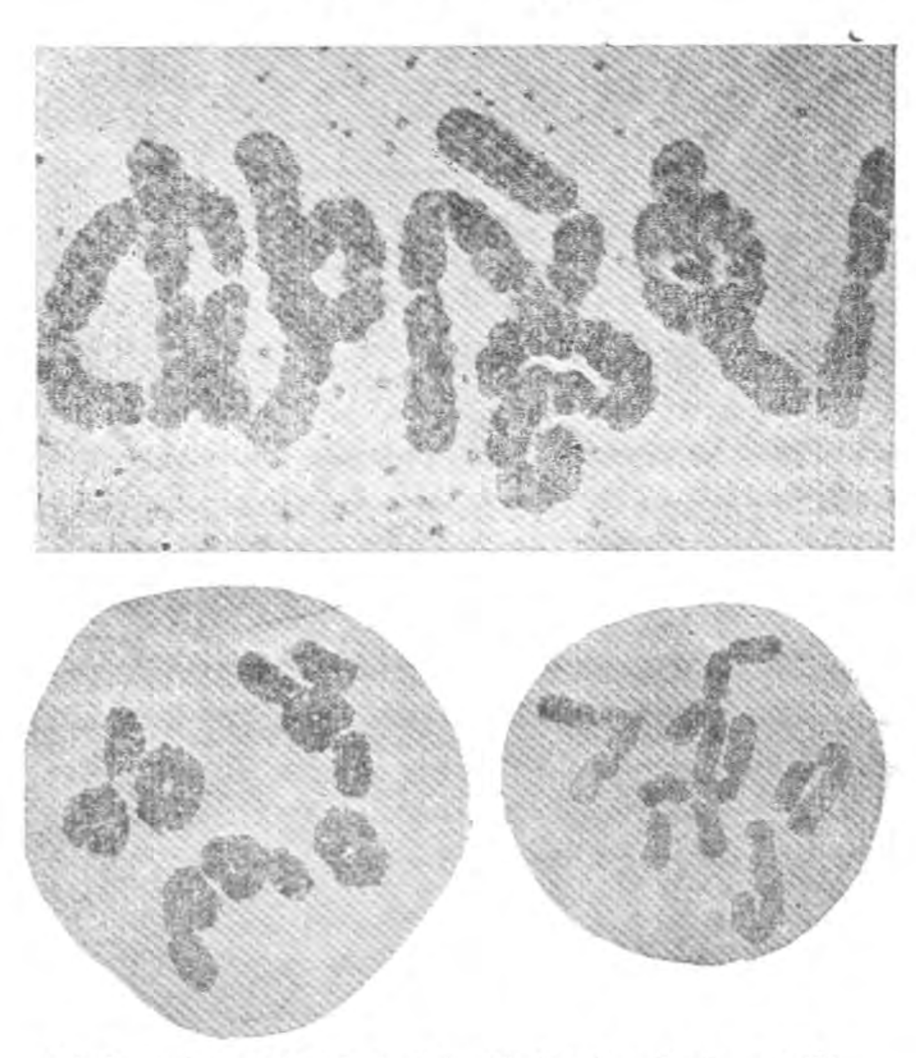


شكل ٦ ــ ١٩ : أبعاد نسبية للخلايا فى البشرة والنسيج الوسطى للورقة فى (١) ذرة ثنائى المجموعة (٢) ذرة رباعى المجموعة ٠ (أ) البشرة العليا (ب) قطاع عرضى ٠ (جـ) البشرة السفلى ٠

وتتميز الأفراد المتعددة المجموعات الذاتية ويمكن التعرف عليهـــــا سيتولوجيا بتكوين « وحدات تزاوجية متعددة الكروموسومات » توجد عند الدور الاستوائى للانقسام الأول فى العملية الميوزية · وفى ثلاثيات المجموعة الذاتية تتزاوج الكروموسومات النظيرة الثلاثة بعضها مع بعض لتعطى «وحدات ثلاثية » · وفى الرباعيات الذاتية للمجموعة تنتج « وحدات رباعيـــة » · وعددها لا يكون ثابتا فى كل خلية بل يتوقف بالطبع على درجة التزاوج وتكوين الكيازمات التى تحدث فى الدور التمهيدى الميـــوزى · ويوضـــح شكلا (٦ ـ ٢٠ و ٦ ـ ٢١) عدة طرز مختلفة لتكون الوحدات التزاوجية متعددة الكروموسومات فى الرباعيات الذاتية للمجموعة ·

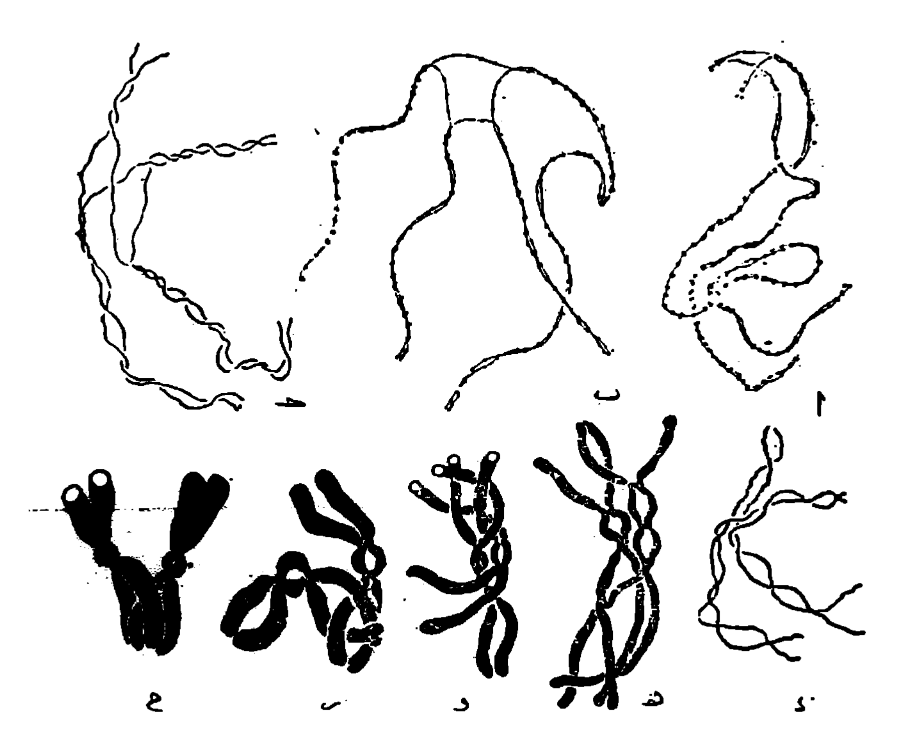
والأفراد الثلاثية المجموعة الذاتية عالية العقم ، كما هو المنتظر ، بسبب التوزيع العشوائى للكروموسومات الثلاثة فى كل وحدة ثلاثية · فمثـــلا فى نبات الترادسكانتيا براكتياتا (ن = ٦) الثلاثية المجموعة يمكن أن تتلقى حبوب اللقاح عددا من الكروموسومات يختلف من ٦ الى ١٢ أى بمتوسط تسعة كروموسومات (كنج ١٩٣٣) · ويمكن أن تعيش فقط الخلايا القليلة التى تتسلم مجموعة أحادية كاملة أو مجموعتين أحاديتين من الكروموسومات · ويصيب البوار باقى حبوب اللقاح التى تحوى أعدادا من الكروموسومات غير متوازنة · وكذلك نجد بعض العقم فى حبوب اللقاح فى الرباعيات الذاتية للمجموعة نتيجة للأعداد الكروموسومية غير المتوازنة التى تنشأ من التوزيع غير المنتظم للوحدات التزاوجية الرباعية أوتخلف بعض الوحدات الكروموسومية الأحادية ·

غير أن الدرجات المتباينة من العقم التى تظهر فى رباعيات المجموعة الذاتية تشير الى أن الاحتمال الأكثر هو أن يكون أساس العقم وجود حالات عدم توافق (نشاز) ذى طبيعة وراثية عن أن يكون نتيجة توزيع غير منتظم حيث ان التوزيع قد يكون منتظما الى درجة معقولة وبالرغم من ذلك فاننا نقابل حالات عقم عالية · وقد بين استبنز (١٩٤٩) أن رباعيات المجموعة الذاتية الناتجة عن طريق الكولشسين للنبات النحيلى اهرارتا خصوبتها ٧٥ ـ ٨٠ فى المائة · وأن الذرة رباعية المجموعات الذاتية تعقد بذورها بنسبة عالية جدا (راندولف ١٩٤١) · ومع ذلك فان الأفراد الرباعية المجموعة الذاتية فى الخس المنزوع (اينسست ١٩٤٧) وفى جوسيبيوم هرباسيوم (بيسلى ١٩٤٠) والتى تشبه الطرز الخصـــبة المذكورة عاليه ، من حيث العلاقات



شكل ٦ ــ ٢٠ : الدور الاستوائى الأول الميوزى فى ترادسكانتيا رباعية المجموعة وثلاثية المجموعة • (أعلى) خلية رباعية المجموعة تعرض وحدات رباعية وثنائية • (أسفل) وحدات ثلاثية فى ترادسكانتيا براكتياتا •

الكروموسومية عالية العقم . وفى بعض الحالات ، كما فى حنك السبع الرباعى المجموعات الذاتى (اسبارو وراتل ونيبل ١٩٤٢) قد يكون العقم مرتبطا جزئيا باختلال فى الأدوار المتأخرة من الانقسام الميوزى • ولكن الحقيقة بأن الرباعيات الذاتية للمجموعة ، المستمدة من أصناف متنوعة ثنائية المجموعة ، لا تسلك سلوكا واحدا تشير الى وجود أساس وراثى لم تعين طبيعته •



شكل ٦ ــ ٢١ : الانقسام الميوزى فى اليوم بوروم الرباعى المجموعة ، مبينا تكوين الوحدات الرباعية ومظهرها ٠ (أ) و (ب) فى الدور الضام ٠ (ج) و (د) فى الدور الانفراجى ٠ ومن (هـ) الى (ز) فى الدور التشتتى ٠ (ح) فى الدور الاستوائى ٠

هناك حالة واحدة فقط قاطعة الجلاء معروفة عن يقين لوجود التعدد المجموعى الرباعى الذاتى فى الطبيعة ٠ وهذه هى حالة جالاكس افيللا وهو جنس أحادى الطراز فى شرق أمريكا الشمالية (بولدوين ١٩٤١) . ومع ذلك فانه لا تزال هناك طرز أخرى مشتبه بها (أستبنز ١٩٥٠) ٠ وقد يبدو أن الظاهرة ليس لها الا قليل من النتائج التطورية (انظر باب ١٦ لمناقشة أوسع) ولكن انتاج طراز رباعى ذاتى المجموعة أكبر حجما وأكثر تحملاوذو فترة ازهار أطول ، له بعض الأهمية من الوجهة البستانية وعلى الأخص اذا أمكن بمجرد استحداث الطراز ، الاحتفاظ به واكثاره بوسائل خضرية ٠

ومن المتوقع أن تكون الوراثة فى مثل هذه النباتات أكثر تعقيدا منها فى النباتات العادية الثنائية المجموعة حيث ان كل جين ممثل أربع مرات فى النباتات الرباعى المجموعات الذاتية ٠ وفيما يتعلق بموقع واحد توجد

خمسة تراكيب بالنسبة للجينات السائدة والمتنحية (سانسوم وفيلب ١٩٣٩) رباعى السائد (SSSS) وثلاثى السائد (SSSs) وثنائى السائد (SSss) وأحادى السائد (Ssss) وعديم السائد (ssss)

ويمكن التنبؤ بالنسبة المتوقعة على أساس التزاوج العشوائى للكروموسومات فى تلاصق ثنائى عند أى موضع واحد ، وعلى أساس انفصال منتظم لكروموسومين الى كل قطب • وقد قام بعمل هذا على وجه نظرى مولر(١٩١٤)، الذى بحث الموضوع فى هذا الوقت المبكر على أساس الانعزال العشوائى للكروموسومات • ثم قام به هالدين (١٩٣٠) الذى اعتبر الانعزال على أساس الكروماتيدات • وقد أدرجت تنبؤاتهما فى جدول (٦ ـ ١) •

جدول ٦ ـ ١

الانعزالات النظرية المتوقعة لموقع واحد فى رباعيات المجموعة الذاتية عند تلقيحها ذاتيا أو اختباريا مع المتنحى الرباعى •

التركيب العاملى	مولر (١٩١٤) انعزال كروموسومى عشوائى		هالدين (١٩٣٠) انعزال كروماتيدى عشوائى	
	تلقيح ذاتى	تلقيح اختبارى	تلقيح ذاتى	تلقيح اختبارى
SSSS	١ : صفر	١ : صفر	١ : صفر	١ : صفر
SSSs	١ : صفر	١ : صفر	٧٨٣ : ١	٢٧ : ١
SSss	٣٥ : ١	٥ : ١	٢١ : ١	٣ر٧ : ١
Ssss	٣ : ١	١ : ١	٢ر٤٨ : ١	١٣ : ١٥
ssss	صفر : ١	صفر : ١	صفر : ١	صفر : ١

ومن الواضح أن تنبؤات مولر تتحقق فقط بالنسبة للجينات التى تقع بين السنترومير وأول كيازما ، وعلى فرض أن القاعدة للانفصال فى هذه المنطقة هى أن يكون الانفصال اختزاليا وليس انشطاريا • فى حين أن تنبؤات هالدين تكون صحيحة فقط مع الجينات التى يكون موقعها مستطرفا لأول كيازما •

والحقيقة الواقعة بأنه يمكن استعادة الطراز المتنحى من التلقيح الذاتى أو الاختبارى لنبات ثلاثى السائد SSSs ، برهان كاف للحقيقة بأن الوحدة فى الانفصال فى رباعى المجموعات الذاتى ، كما فى ثنائى المجموعة ، هى الكروماتيدة وليس الكروموسوم • وكما بين سانسوم وفيلب (١٩٣٩) ، فان البيانات التجريبية الواقعية تتفق الى درجة كبيرة مع تنبؤات هالدين • وقد استعرض ليتل (١٩٤٥) باستفاضة الموضوع كله ، وفيما عدا السلوك الوراثى فى عدد قليل من النباتات الرباعية المجموعة الذاتية ذات الأهمية الاقتصادية فان الآراء التى تتصل بهذا الموضوع لا تهيىء تأييدا الا لما كان معروفا من مدة فى الكائنات الثنائية المجموعة •

التعدد المجموعى الخلطى

مع الاقتصار فى الوقت الحاضر على تناول الرباعيات الخلطية المجموعات، فان التركيب المجموعى لها يمكن تمثيله كالآتى AAB_1B_1 (شكل ٦ ـ ١٧) على أن الرباعى قد نشأ بمضاعفة العدد الكروموسومى لهجين بين النوع A ، والنوع B_1 • فاذا كانت المجموعتان مختلفتين للدرجة التى تمنع أى تزاوج فى الجيل الأول F_1 المختلط $A B_1$ ، فانه من الواضح أن الهجين سيكونعاليالعقمبسبب التوزيعغيرالمنتظم للكروموسومات أثناء الانقسامات الميوزية • غير أنه بمضاعفة العدد الكروموسومى للحصول على رباعى المجموعات المختلطة AAB_1B_1 ستتاح الفرصة للتزاوج الكامل والانفصال المنتظم حيث تتزاوج كروموسومات المجموعة A مع المجموعة A والمجموعة B_1 مع المجموعة B_1 ، وستكون الجاميطات AB_1• وفى حالة ما اذا كان العقم فى الجيل الأول الخليط يعزى الى التوزيع غير المنتظم للكروموسومات فمن المتوقع اذا الحصول على درجة عالية من الخصوبة • ويعرف مثل هذا التزاوج ، كروموسومات A مع A أو كروموسومات B_1 مع B_1 ، بتزاوج مجموعى نظيرى وفى حالة حدوث تزاوج بين كروموسومات المجموعة A مع كروموسومات المجموعة B يقال ان تزاوجا مجموعيا خلطيا قد حدث ، وقد ينشأ عن ذلك بعض الاختلال فى الانقسام الميوزى بسبب تكوين وحدات تزاوجية رباعية •

ويوضح التهجين الكلاسيكى بين الجنسين ، رافانس (الفجل)

وبراسيكا (الكرنب) ، النقطة التى ذكرت الآن (كاربيشنكو ١٩٢٨) ٠ حيث ان الكروموسومات الأحادية التسعة فى الرافانس تختلف تماما عن الكروموسومات الأحادية التسعة فى البراسيكا ، فلا يحدث تزاوج فى الجيل الأول الخليط وينتج عن ذلك درجة عالية من العقم ٠ غير أنه يتكون عدد من الجاميطات غير المختزلة حصل منها كاربيشنكو ، فى الجيل الثانى على عدد من رباعيات المجموعة ٠ فاذا كانت R و B تمثلان مجموعتى الرافانس والبراسيكا على الترتيب فيكون رباعى المجموعات المختلطة RRBB ، والانقسام الميوزى طبيعيا ، والجاميطات الناتجة RB فقط ٠ ولذلك يسلك رباعى المجموعات المختلطة فى جميع النواحى مسلكا شبيها جدا بثنائى المجموعة العادى ٠ ولو أن نشأته كانت مجهولة لكان قد اعتبر نوعا منفصلا ٠

وينطبق أيضا المسلك الثنائى الذى يسلكه الرافانوبراسيكا الرباعى المجموعة على بعض الجينات المعينة الخليطة ، التى كان يعرف وجودها فى الأبوين الثنائيين ٠ وتظهر هذه الجينات خواص الانعزال العادى وفقا لما نتوقعه فى ثنائيات المجموعة ٠ الا أنه اذا كانت الجينات المنعزلة فى كل من المجموعتين R و B لها نفس الصفات فاننا قد نصادف النسبة الخاصة بالجينات الثنائية التكرار كما فى الأقماح الرباعية أو قد تحجب الجينات فى احدى المجموعتين تعبير الجينات فى المجموعة الأخرى ٠ وقد وجد مثل هذا السلوك فى الروبس (سانسوم وفيلب ١٩٣٩) حيث كان الأبوان الأصليان يختلفان فى طرز الأشواك الموجودة فى الساق ٠ وفى رباعى المجموعات المختلطة المستمد منها كان توالد أحد الطرازين صادقا ولم يمكن استعادة الطراز الثانى كلية ٠ وكانت تعرف هذه الظاهرة سابقا بالازاحة وهى دليل على الحالة الخليطة التى يمكن أن تستمر فى رباعيات المجموعات المختلطة ٠ وقد يفسر هذا جزئيا زيادة القوة فيها اذا قورنت بالأبوين الثنائيين ٠

ويمكن أن تنشأ متعددات للمجموعات المختلطة ذات طبيعة أكثر تعقيدا من التى تمثلها رباعيات المجموعات المختلطة ، ويحتمل أن تكون قد نشأت مرات عديدة أثناء تطور الأنواع النباتية (ستبنز ١٩٥٠) ٠ ومبين بشكل (٦ ــ ١٧) طريقة يمكن أن ينشأ بها سداسى للمجموعات المختلطة ٠ وفى هذه الحالة الخاصة عن اتحاد جاميطة من رباعى المجموعات المختلطة AAB_1B_1 بجاميطة C من النوع CC جيل أول ثلاثى المجموعة AB_1C يحتوى على ثلاث مجموعات من ثلاثة أنواع مختلفة

فاذا لم يكن هناك تزاوج بين الكروموسومات الاحدى والعشرين أو كان قليلا جدا ،فاننا نتوقع درجة عالية من العقم • غير أنمضاعفةالعدد الكروموسومى تؤدى الى تكوين سداسى للمجموعة المختلطة AAB_1B_1CC يتميز بدرجة عالية من الخصوبة ، مع احتواء كل جاميطة له على المجموعات A و B_1 و C • ووجود أى تزاوج بين كروموسومات المجموعات المختلطة فى أى من الجيل الأول الثلاثى المجموعة أو نسله بعد التضاعف قد يغير نواحى العقم الى درجة معينة فيرفعها فى الحالة الاولى ويخفضها فى الحالة الثانية (على أساس فرض أن العقم فى الحالتين كروموسومى كلية وليس جينيا) •

وبمضاعفة العدد الكروموسومى فى رباعى المجموعات المختلطة فان ذلك يؤدى الى طراز مركب من متعددات المجموعات ، يجمع بين خصائص كل من التعدد المجموعى الذاتى والخلطى • وقد أشار استبنز الى مثل هذا الفرد الذى يمثل طرازه المجموعى $AAAAB_1B_1B_1B_1$ كثمانى للمجموعات ذاتى خلطى • وقد ينشأ أيضا مثل هذا التركيب من تهجين فردين رباعيين ذاتيين للمجموعات AAAA و $B_1B_1B_1B_1$ متبوعا بالمضاعفة • غير أن معظم المتعددات المجموعية الذاتية الخلطية يبدو أنها سداسية المجموعة من طراز التركيب العام AAAAB B ومن المعتقد أن النوعين فلويم براتنس وسولانم نجرين من هذا الطراز وذلك على أساس السلوك الكروموسومى فى أحاديات المجموعة الناشئة منهما ، حيث يعطى احادى المجموعة من الأول IIV + IV أثناء الانقسام الميوزى مما يؤدى الى الاعتقاد بأنه يمكن تمثيل مجموعاته كالآتى A AB (نوردنز كويلد ١٩٤١ و ١٩٤٥ ، استبنز ١٩٥٠) فى حين أن الثانى يعطى ١٢ II + ١٢ I (جورجنسن ١٩٢٨) • والاحتمال فى أن تكون نشأة هذين السداسيين الذاتيين الخلطيين هى عن طريق اتحاد جاميطة غير مختزلة بالتركيب AA مع أخرى B وتبع ذلك مضاعفة للكروموسومات أشد من أن تكون عن طريق تهجين الرباعى الذاتى AAAA مع النوع BB متبوعا بالمضاعفة •

متعددات المجموعات الخلطية المقطعية : عديدات المجموعات الخلطيه التى عالجناها اعلاه هى التى لايوجد بها تناظر مطلقا أو القليل منه بين كروموسومات المجموعة A وكروموسومات المجموعة B أو C • ويتميز السلوك الميوزى بحدوث التزاوج داخليا فقط بين كروموسومات نفس المجموعة • ولكن غياب

التزاوج الميوزى تماما ، لا يظهر فى جميع الهجن بين الأنواع الثنائية المجموعة، والواقع أن بعضها يظهر درجة معقولة من الخصوبة • وعند مضاعفتها تكون الكروموسومات ، فى الغالب ، وحدات تزاوجية ثنائية • غير أن ظهـــور بعض الوحدات الرباعية الى جانب التزاوج الميوزى فى الهجن الثنـــائية المجموعة يدل على أن بعض المقاطع الكروموسومية متماثلة فى المجموعتين • وقد أشار استبنز (١٩٤٧ و ١٩٥٠) اليها بأن بهـا تعددا مجموعيا خلطيا من النوع المقطعى • والمعتقد أنها أكثر شيوعا فى الطبيعة من عـــديدات المجموعات الخلطية الصادقة • وكما هو متوقع ، تظهر رباعيـات المجمـوعات الخلطية المقطعية بعض الشذوذ الميوزى نتيجة لتكوين بعض الوحـــدات التزاوجية الرباعية وينتج عن ذلك بعض العقم • ومن الأمثلة النموذجية لهذا الضرب من التعدد المجموعى على المستوى الرباعى دلفنيوم جيبوسوفيلـوم (المستمد من د • هسبيريوم × د • ريكيرفاتوم) (لويس وابلنج ١٩٤٦ وابلنج ١٩٤٧) وترادسكانتيا كاناليكيولاتا ــ هيوميليس (اسكيرم ١٩٤٢) وبويميولا كيونسيس المعروف أيضا أنها مشتقة من ب • فلوريباندا × ب • فرتيسيلاتا (نيوتن وبليو ١٩٢٩) • ومن الممكن وجود مستويات أعلى من هذا الضرب من التعدد المجموعى كما أشار استبنز الى ذلك •

ولذلك فانه من الواضح أن التعدد المجموعى الخلطى والتعدد المجموعى الذاتى ، من الناحية السيتولوجية الدقيقة التحديد ، ما هما الا النهايتان البعيدتان لطيف التناظر الميوزى الذى ينحصر مداه بين التناظر التام للمجموعات (فى التعدد الرباعى الذاتى) وبين الافتقار التام للتناظر (فى التعدد الرباعى الخلطى) • ويمثل التعدد المجموعى المقطعى الطرز الوسطية التى تحتوى درجة ما من التناظر ويرتكز الأساس فى الفصل الى مدى حدوث التزاوج الميوزى •

التعدد المجموعى فى الحيوانات : تعرض الندرة النسبية للتعدد المجموعى بين الحيوانات تفارقا كبيرا مع انتشارها الواسع بين النباتات وعلى الأخص فى مجموعات مغطاة البذور • وقد ناقش مولر (١٩٢٥) هذا الموضوع مبكرا ووصل الى الاستخلاص بأن التعدد المجموعى بين الحيوانات لابد وأن يكون محدودا جدا حيث أن انفصـال الجنس الحاسـم الى جنسـين يرتكـز على نظـام كروموسومى لا يسمح بالتلاعب بالأعداد الكروموسومية الى الحد الذى يحدث فى النباتات الخنثى (الثنائية المسكن) • وتؤكد الأدلة هذا الفرض • وفى الحالات التى يعرف فيها ، على وجه التأكيد ، وجود التعدد المجموعى على صورة

سلالات مستتبة فاننا نجدها مرتبطة مع نظام للنشأة عن طريق التوالد البكرى ٠

ومع ذلك فانه توجد بعض حالات للتعدد المجموعى بين مجموعات معينة من الحيوانات ، غير أن طراز التعدد فى معظمها لا يزال فى حاجة الى تحديد ٠ وقد نشر هوايت (١٩٥٤) عددا من الهستوجرامات للأعداد الكروموسومية مبينة على جداول هارفى (١٩١٧ و ١٩٢٠) (انظر أيضا ماكينو ١٩٥١) يبدو منها فى تمام الوضوح أن نوعا ما من التعدد المجموعى كان له دور فى احداث التغيرات فى الأعداد الكروموسومية التى وجدت ٠ وعلى ذلك نجد فى الديدان أوليجوكاييت ، وهى خنثية الجنس ، العددين الاحاديين ١٦ و ٣٢ أعظمها شيوعا ٠ وفى ديدان هيرودينيا نجد العددين ٨ و ١٦ معا مع أعداد غيرهما تقع بينهما ٠ ويحتوى الجنس ميزوستوما التابع للرابدوسيلا على نوع واحد العدد الاحادى فيه هو ٢ ، وستة أنواع العدد الأحادى لها هو ٤ ، وواحد العدد ٥ ، وواحد العدد ٨ ٠ وهذا يشير بقوة الى أن الأنواع التى بالعدد ٤ رباعية المجموعة والتى بالعدد ٨ ثمانية المجموعة ٠ ولكن مثل هذا الفرض ، كما ابرز هوايت (١٩٥٤) ، يتطلب المعرفة الصحيحة للعدد الكروموسومى الأساسى للجنس ٠ وهذا التعيين يعتبر بحكم الواقع مستحيلا فى كثير من المجموعات الحيوانية ٠ ولهذا فان هوايت متردد فى قبول آراء سلاك (١٩٣٨) وجيتس (١٩٤٢) وفاندال (١٩٣٨) فى أن التعدد المجموعى قد لعب دورا رئيسيا فى تطور الحيوانات ٠

وقد كشفت دراسة سميث (١٩٤١ و ١٩٤٢) للذباب المنشارى عن حالة حقيقية لتعدد المجموعات لا ترتبط بالتوالد البكرى ٠ ففى معظم أنواع النيوديبريون والديبريون يحتوى الذكر على سبعة كروموسومات والانثى على أربعة عشر ٠ وتنشأ الذكور بكريا كما فى باقى غشائية الأجنحة ٠ غير أن الديبريون سيميل يحتوى على ٢٨ كروموسوما فى الأنثى و ١٤ فى الذكر ، والانقسام الميوزى فى الذكور يشبه الذى وجد فى غشائية الأجنحة فى أن الانقسام الأول مفتقد وأن الثانى انشطارى ، بينما تتكون فى الاناث وحدات تزاوجية ثنائية وليست رباعية ٠ وعلى هذا الأساس اعتبر سميث أن د ٠ سيميل عبارة عن رباعى خلطى المجموعات ولكن يحتمل ، كما يقترح هوايت ، أن صغر حجم الكروموسومات وانخفاض معدل تكوين الكيازمات يمنع تكوين الوحدات الرباعية وهكذا يحجب ما قد يكون مثلا لحالة جيدة من التعدد المجموعى الذاتى ٠

وعلى الرغم من أنه لايعرف آن سلالة واحدة متعددة المجموعة قد استتبت فى مجموعة الفقاريات ، مع الاستثناء المحتمل للهامستر الذهبى (هوايت ١٩٥٤) ، فان الثلاثيات والرباعيات ، كأفراد ، ليست غير شائعة بأية حال فى العشائر الطبيعية لليوروديلات (فرانكهوزر ١٩٣٨ و ١٩٣٩ و ١٩٤٥ ، بوك ١٩٤٠) ٠ وقد أمكن فرانكهوزر وهمفرى (١٩٥٠) تلقيح أنثى من الاكزولوتل رباعية المجموعة بذكر ثنائى المجموعة ٠ وكانت ٩٨ بيضة من ١٠٢ من البيضات خصبة ، ولكن اثنتين فقط من ١٩ يرقة درست كانتا تحتويان العدد الثلاثى (٣ن) المكون من ٤٢ كروموسوما ٠ وتراوح العدد فى الباقى من ٣٢ الى ٤٤ ٠ ومن الواضح أن الأنثى الرباعية المجموعة قد أنتجت كثيرا من البيض غير المنتظم الأعداد الكروموسومية ولكنها بيضات عاملة ٠ وقد عثر فى النسل على حالات لشذوذ فى الدورة الدموية وأخرى لارتشاحات شديدة ، ولربما كان ذلك يسبب عدم التوازن الكروموسومى ولكن لم يعش منها شيء حتى سن التوالد ٠

عدم الاكتمال المجموعى

على وجه عام ، ينعزل بانتظام الفردان النظيران للزوج الكروموسومى أثناء الانقسام الميوزى فى الكائن الثنائى العادى لنحصل على مجموعة أحادية من الكروموسومات فى كل جاميطة أو بوغ ، أو ليعطى فى الانقسام الميتوزى خليتين متماثلتين فى التركيب الكروموسومى ٠ الا أنه تقع حالات من الشذوذ على هيئة حوادث ، لتعطى نواتج منتقصة لكروموسوم معين أو تحوى تكرار له٠ وقد أدرك بردجز (١٩١٦) هذه الظاهرة واستغلها فى دراسته الكلاسيكية للأفراد الشاذة فى الدروسوفلا (انظر الباب الرابع) ٠ وقد أشار الى العملية على أنها عدم انفصال أى أن فردى الزوج يفشلان فى الانفصال ويذهبان معا الى نفس نواة الدور الانفصالى ٠ ولكننا نعرف الآن أن تكوين جاميطات أو أبواغ غير منتظمة العدد الكروموسومى يحدث بسبب الفشل فى التزاوج فى البداية وينشأ عنه توزيع عشوائى للفردين فيذهبان الى هذا أو ذاك من القطبين مما قد يؤدى الى ذهابهما معا الى نفس الخلية ، وينشأ عن ذلك جاميطتان تكمل كل منهما الاخرى ، احداهما ن + ١ والثانية ن − ١ ، يعطيان عند الاتحاد بجاميطة عادية أفرادا بالتركيب ٢ن + ١و٢ن − ١ ويشار عادة الى هذه الأفراد على الترتيب بأنها ثلاثية الكروموسوم أحادية الكروموسوم حيث ان

الكروموسوم المعنى يمثل ثلاث مرات أو مرة واحدة بدلا من مرتين وهى الحالة العادية ٠

طرز ثلاثيات الكروموسوم : قد توجد أحيانا الطرز الثلاثية الكروموسوم (٢ن + ١) بين نسل الأفراد الثنائية المجموعة كما وصفنا آنفا ٠ ولكن يمكن الحصول عليها بسهولة أكثر (فى النباتات) عن طريق التلقيح الذاتى لفرد ثلاثى المجموعة أو تلقيحه بفرد ثنائى المجموعة ٠ ويقع التوزيع غير المنتظم فى الفرد الثلاثى المجموعة بحيث تتكون جاميطات كثيرة غير متزنة الكروموسومات٠ وفى النباتات يكون احتمال تكوين الأفراد المختلة العدد الكروموسومى فى النسل أكبر نوعا ما اذا كانت الأم ثلاثية المجموعة ٠ حيث أن البيضة يمكنها تحمل عدم الاتزان الكروموسومى بدرجة أكبر من حبة اللقاح ٠

وقد درست ثلاثيات الكروموسومات باستفاضة فى نباتات الداتورا والذرة والطماطم (ريك وبارتون ١٩٥٤) والدخان (سميث ١٩٣٤) وفى حشرة الدروسوفلا ٠ وفى الكائن الأخير ، الكروموسوم الرابع الصغير هو الأوتوسوم الوحيد الذى يمكنه الوجود فى الحالة الثلاثية ويعطى ذبابة عاملة تتناسل ٠ وتتفق النسب الوراثية الناتجة مع ما نتوقعه على أساس توزيع الكروموسومات وعدم التخلص من الجاميطات المختلة التوازن (ومع ذلك انظر استرتفاننت (١٩٣٦) للاستثناءات فى التوزيع المنتظم) ٠ وهكذا اذا لقحت أنثى ثلاثية الكروموسوم (تعرف عادة بثلاثية الرابع) بالتركيب ey ++ مع ذكر بالتركيب ey ey نحصل على النسبة ٥ + : ١ cy ينتج هذا من توزيع الكروموسومات الثلاثة لتعطى النسبة الآتية للجاميطات ٢ + : ٢ + ١cy : + + : ١ ey ٠ آما فى النباتات فانه اما أن تفشل حبوب اللقاح غير المتزنة فى الاشتراك فى الاخصاب واما أن تدخل فى سباق ليس فى مصلحتها مع حبوب اللقاح العادية ٠ ففى الذرة . فى الفرد الثلاثى الكروموسوم بينما يورث الكروموسوم الزائد بنسبة ١ ـ ٢ فى المائة عن طريق حبوب اللقاح فانه يورث بنسبة ٢٥ ـ ٥٠ فى المائة عن طريق البيضة (اينست ١٩٤٣) ٠ وتزيد نسبة التوريث للكروموسومات الطويلة عنها للقصيرة ٠ ويقترح اينست أن التخلص من الكروموسوم الزائد يعزى الى الفشل فى التزاوج وعدم النجاح فى الانضمام الى احدى النواتين الذى يترتب عليه ، وبهذا يزداد العدد فى طراز الجاميطات ن على حساب الطراز ن + ١ ٠

وقد كانت الدراسة التى أجريت فى الداتورا منيرة بصفة خاصة (بليكسلى ١٩٣٠) . فالعدد الأحادى فى الداتورا ١٢ كروموسوما مما يترتب عليه امكان الحصول على ١٢ طرازا ثلاثيا مختلفا • وقد أمكن الحصول عليها جميعا وتعريفها حيث يحدث كل منهما نواحى مظهرية خاصة معينة تميزه عن الباقين ويوضح الشكل (٦ ــ ٢٢) الطرز الاثنى عشر الممكنة وكيف تؤثر على مورفولوجى كبسولة البذرة •

وقد عرفت كل من الكروموسومات الاثنى عشر العادية عن طريق ترقيم نهاياتها وعلى هذا تكون الكروموسومات ١ ــ ٢ ، ٣ ــ ٤ ، ٥ ــ ٦ ••••• و ٢٣ ــ ٢٤ • فالثلاثى «رولد» مثلا يحتوى على الكروموسوم ١ ــ ٢ ثلاث مرات، وتأخذ الوحدة التزاوجية الثلاثية واحدة من الصور المبينة فى شكل (٦ ــ ٢٣). وتسمى ثلاثيات الكروموسوم التى يتكرر فيها كروموسوم عادى غير معدل ثلاث مرات بثلاثى ابتدائى للكروموسوم •

الثلاثيات الثانوية للكروموسوم : تنشأ من الثلاثيات الابتدائية للكروموسومات ، وبالاضافة الى أنها تحدث مظهرا مختلفا خاصا لكل منها ، فانه يمكن معرفتها سيتولوجيا من الحقيقة الواقعة بأنه من الممكن تكوين حلقة كروموسومية ثلاثية (شكل ٦ ــ ٢٣) ، وهى حالة ليست ممكنة مع الثلاثيات الابتدائية للكروموسوم • وعلى أساس أن النهايات المتماثلة من الكروموسومات تتزاوج مع بعضها البعض فان الثلاثى الثانوى للكروموسوم به ثلاثة كروموسومات اثنان منها عاديان فى حين أن الكروموسوم الزائد متماثل الطرفين ، وعلى ذلك اذا كان الكروموسوم الطبيعى ١ ــ ٢ فان الزائد لا بد أن يكون اما ١ ــ ١ أو ، ٢ ــ ٢ • وبعبارة أخرى ، يقابل كل ثلاثى ابتدائى للكروموسوم ثلاثيان ثانويان ، وفى حالة الكروموسومات ١ ــ ٢ المذكورة يكون الثلاثى الابتدائى رولد به الكروموسوم ١ ــ ٢ فى حاله ثلاثية بينما يكون الكروموسوم الزائد فى الثلاثيين الثانويين شوجرلوف وبوليكاربيك هو ١ ــ ١ و ٢ ــ ٢ على التوالى • ومن بين الأربعة والعشرين ثلاثيا ثانويا للكروموسوم فى الداتورا أمكن التعرف على أكثر من النصف • وقد وجد أيضا هذا النوع من عدم الاكتمال المجموعى فى الذرة (رودز ١٩٣٨) وفى الماتيولا (فيلب وهسكنز ١٩٣١) •

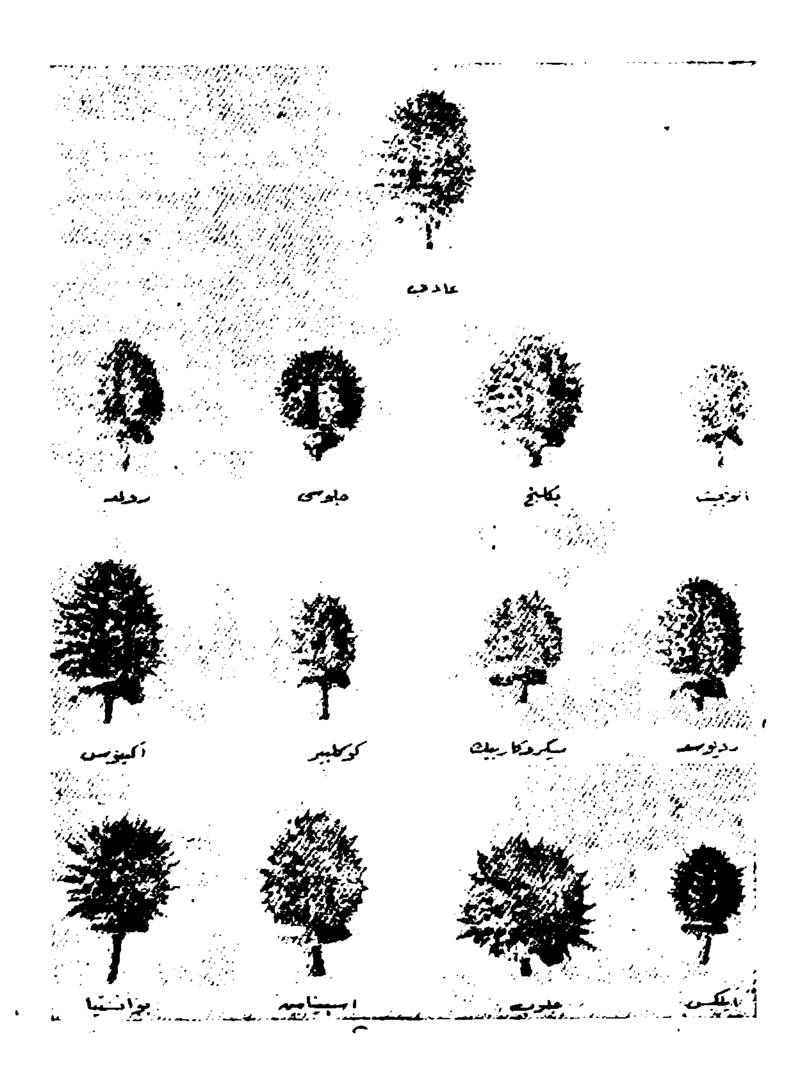
وقد يكون الكروموسوم الزائد فى الثلاثى الثانوى للكروموسوم صنوى

(متماثل) الذراعين أو لا · فاذا كان كذلك ، فهو ينشأ من انقسام خاطىء للسنترومير وتكون الذراعان صنويتين على مدى طولهما · ويمكن أن تنشأ الثلاثيات الثانوية للكروموسوم أيضا عن طريق حدوث عبور داخل انقلاب شامل للسنترومير ، ولكن فى هذه الحالة يكون طرفا الكروموسوم فقط هما المتماثلين · ويبدو أن الفرض الأول أكثر احتمالا حيث ان ثلاثيات الكروموسوم الابتدائية تعطى فى أغلب الحالات ثلاثيات ثانوية · ولربما يكون ذلك نتيجة لعدم الاتزان الكروموسومى أو الوراثى ·

ثلاثيات الدرجة الثالثة : تحتوى على كروموسوم زائد مكون من جزأين مستمدين من كروموسومين غير نظيرين ، فمثلا الكروموسوم الزائد الذى يعطى الطراز هدج هو ١ ــ ٩ ناتج من انتقال بين الكروموسومين ١ ــ ٢ و ٩ ــ ١٠ ويمكن تمييز مثل هذا الثلاثى للكروموسوم أثناء الانقسام الميوزى عن طريق التشكيلات المميزة التى تنتج من التزاوج بين الكروموسومات الخمسة (٦ ــ ٢٣) ·

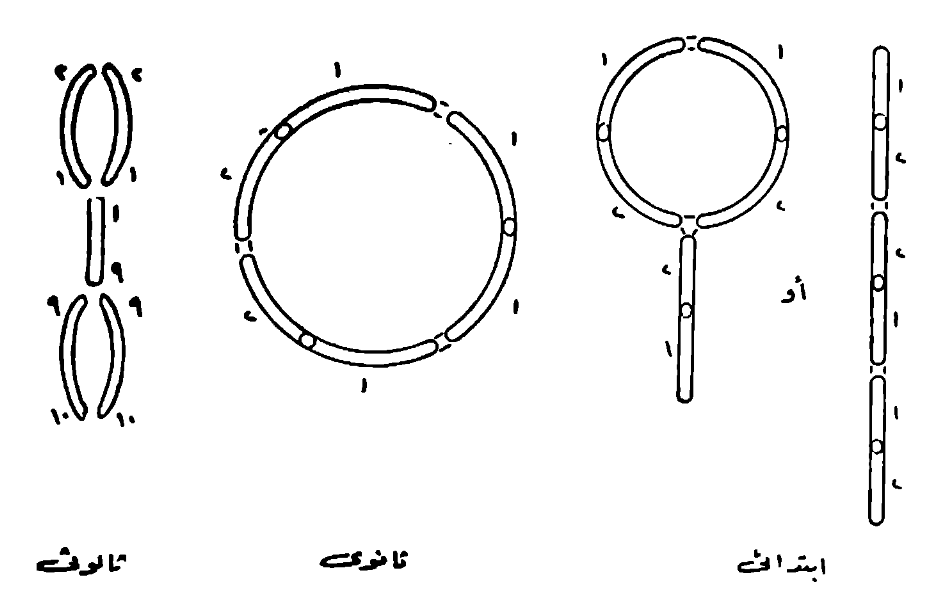
احاديات الكروموسوم : ان التغير الناتج عن فقد أحد الكروموسومات أشد كثيرا فى ضرره عن اضافة كروموسوم · والحقيقة أن أحاديات الكروموسوم نادرة نسبيا فى الكائنات التى هى أساسا ثنائية المجموعة · وهذا يمكن فهمه حيث ، كما أشرنا مبكرا فى هذا الباب ، أن نقص جزء يزيد على ٥٠ شريطا (كما تحدد فى كروموسومات الغدد اللعابية) مميت فى الحالة الخليطة فى الدروسوفلا · وربما كان أشهر الطرز الأحادية للكروموسوم المعروفة هو أحادى الكروموسوم الرابع فى الدروسوفلا · ومن الممكن أن تفقد ذكور الدروسوفلا كروموسوم Y لتصبح أحادية الكروموسوم X ومع ذلك فانها تعيش · كما أن ذكور كثير من المجموعات الحشرية طبيعيا من هذا الطراز. ولكن هذا يمثل طرازا خاصا من التوازن الجينى أصبحت هذه الكائنات متوائمة معه · ويمكن تمييز الأفراد الأحادية للكروموسوم الرابع عن طريق صفات جسمية معينة ولكن كل ما يعنينا فيها هو كل ما نفيده منها فيما يتعلق بدراسات الجرعات الجينية ·

وحيثما يكتشف أنه يمكن للنباتات ٢ن ــ ١ أن تعيش فهناك أسباب قوية للاعتقاد بأن هذه النباتات عديدة المجموعات وليست ثنائية . ولهذا فان تركيبها ليس ٢ن ــ ١ بل ٣ن ــ ١ أو ٤ن ــ ١ أو ٠٠ وهكذا · وقد وصفت



شكل ٦ ـ ٢٢ : كبسولات البذرة فى عشب جيمسون ، داتورا ابسترامونيوم ، للنبات العادى والطرز الثلاثية الكروموسوم الابتدائية . فى الطراز « رولد » الكروموسوم الزائد هو ١ ـ ٢ وفى الطراز « جلوس » هو ٣ ـ ٤ وهكذا فى الطراز « ايلكس » هو ٢٣ ـ ٢٤ .

ماكلنتوك (١٩٢٩) كايميرا ٢ن ـ ١ فى الذرة وفيها يسلك الكروموسوم الفردى فى الانقسام الميوزى كوحدة تزاوجية أحادية ، ومثل هذا الفرد يكون عاجزا عن اعطاءنسل ٢ن ـ ١ مماثل حيث أن المفروض أن الذرة كائن ثنائى



شكل ٦ ـ ٢٣ رسم تخطيطى لتشكيلات الدور الاستوائى الأول التى تميز الطرز الثلاثية الكروموسوم · الابتدائية عن الثانوية عن الثالوثية فى الداتورا ·

المجموعة وأن الجاميطات المنتقصة تفشل فى العمل · وقد وصف كونجر (١٩٤٠) بوغا منتقصا فى الترادسكانتيا (ن = ٦) به خمسة كروموسومات فقط ولكن من غير المحتمل أن ينمو هذا البوغ الى حبة لقاح ·

ومن الممكن فى عديدات المجموعة ان يكون تحمل عدم الاتزان الناشىء من فقدكروموسوم أكثر سهولة · وقد درس هذا الموضوع باستفاضة كلوسن (١٩٤١) فى شبيه الثنائى نيكوتيانا تاباكم وكذلك سيرز (١٩٤٤ ، ١٩٥٤) فى الأقماح ذات ٤٢ كروموسوما أو سداسية المجموعة تريتكوم فالجير · وقد أمكن التعرف على ٢٠ من ٢٤ أحاديا للكروموسوم ممكنة فى ن · تاباكم فى حين أمكن دراسة كل أحاديات الكروموسوم الممكنة (٢١) فى ت · فالجير · وفى النوع الأخير لايظهر بأحاديات الكروموسوم تعبيرات مظهرية تختلف كثيرا عن الطبيعى ، كما قد يتوقع المرء على أساس طبيعة النوع من حيث تعدد المجموعات · غير أنه يوجد استثناء واحد لذلك وهو أحادى الكروموسوم التاسع (تسمية سيرز) أو C (تسمية هسكنز ١٩٤٦) الذى يعطى المظهر سائب السنبلة · وقد سمى كذلك لتشابه هذه الأفراد مع ت · سبلتا ·

ويؤدى التلقيح الذاتى لأحاديات الكروموسوم الى تكوين عديمات الكروموسوم التى تتميز بفقد زوج واحد من الكروموسومات النظيرة ،وهى توجد فى النسل الناتج من التلقيح الذاتى لأحاديات الكروموسوم بنسب تتراوح من ٩ر٠٪ الى ٣ر١٠٪ وتنحرف مظاهرها عن الطبيعى بدرجات مختلفة وعلى الأخص فى القوة والعنفوان فى حين تظهر اختلافات مماثلة فى خصوبتى الذكر والأنثى • وانتقال الحالة الأحادية للكروموسوم عن طريق البيضة فى أحاديات الكروموسوم أكبر من ٥٠٪ وفى نفس الوقت ينخفض هذا كثيرا عن طريق حبة اللقاح • واستبعاد حبوب اللقاح المنتقصة (ن ـ ١) فى الطور الجاميطى يفسر الانتقال المنخفض عن طريق الجانب الذكرى ولكن يمكن تعليل زيادة عدد البيضات المنتقصة (ن ـ ١) على أساس تخلف الكروموسومات •

وقد أثبت الأفراد عديمة الكروموسوم أنها ذات فائدة من عدة أوجه متنوعة ، فقد أمكن تعيين الكروموسومات التى تقع عليها عوامل وراثية معينة بسبب النسب الشاذة التى تظهر نتيجة اضطراب التوزيع الكروموسومى وتوريث الحالة الأحادية • ويمكن أيضا بتلقيح عديمات الكروموسومات بأفراد عادية تقدير معدل حدوث أحاديات الكروموسوم فى العشائر العادية • وقد أمكن سيرز من هذه الدراسات أن يبين أن كروموسومات معينة وعلى الأخص الرابع والخامس عشر هى أكثرها اشتراكا فى تكوين أحاديات الكروموسوم عن باقى كروموسومات الهيئة • والمعروف أن نفس هذه الكروموسومات تقل فى معدل تكوين الكيازمات عن باقى الكروموسومات التسعة عشر الأخرى • والمفروض أن فشل التزاوج وتخلف الكروموسومات غير المتزاوجه يؤديان الى تكوين الجاميطات المنتقصة •

وكثيرا ما ينتج عن الوحدات الأحادية التى نصادفها فى أحاديات الكروموسوم تكوين كروموسومات طرفية السنترومير وكروموسومات صنوية الذراعين • وقد أمكن الحصول من أحاديات الكروموسوم السادس على خمسة نباتات اثنان منها تحمل وحدات أحادية طرفية السنترومير وثلاثة تحمل كروموسومات صنوية الذراعين • وفى كل الحالات كانت نفس الذراع من الكروموسوم السادس هى المشمولة فى العملية • ولهذا فانه يمكن الفرض بأن الحلة الأحادية للكروموسوم هى التى تهيىء السبب فى عدم استقراره أثناء الانقسام وذلك بالرغم من أن ميكانيكيات العملية لا تزال غامضة •

وقد وجد سيرز أيضا ثلاثيات ورباعيات الكروموسوم (٦ س + ١) و (٦ س + ٢) فى ت · فالجير · وهذه الطرز ذات تأثير أقل على الخصوبة والحيوية من تأثير ما يقابلها من طرز أحاديات أو عديمات الكروموسوم · ولكن من ناحية موضوع تعدد المجموعات واعتبار وجود تكرارات جزئيـــــة فى المجموعات فانه مما يعنينا ملاحظة أن رباعى الكروموسوم الثانى يعوض تماما تقريبا عديم الكروموسوم ٢٠ وذلك الى حد منع استبعاد حبوب اللقاح رباعى ٢ ــ عديم ٢٠ عن طريق المنافسة مع حبوب اللقاح العادية · ومن هذا يمكن استخلاص أن الكروموسومين ٢ و ٤ متناظران الى درجة معقولة ولكن ليست الى الحد الذى يسمح بتزاوجهما فى الفرد السداسى المجموعة العادى · وهناك توفيق آخر معوض من هذا النوع (رباعى ــ عديم) يشمل عديم الكروموسوم ١٦ ورباعى لكروموسوم غير معروف · وتسمح دراسات التعويض هذه بالاضافة الى الامكانيات التى فتحها تكنيك عديمــــــات الكروموســوم بتعيين المجموعات الارتباطية فى المجموعات الكروموســومية الثلاث التى تدخل فى تركيب ت · فالجير وكذلك بتعيين التناظر الموجود بين المجموعات الثلاث ·

الباب السابع

التحركات الكروموسومية

يكشف التصوير الضوئى التوقيتى للخلايا الحية أثناء انقسامها عن التحركات والمناورات الدقيقة المعقدة التى تمر بها الكروموسومات خلال المراحل المتتابعة للانقسامين الميتوزى والميوزى • ومثل هذه الصور المتحركة تكذب الصورة الثابتة ، المستمدة فى العادة من دراسة المحضرات المثبتة المصبوغة ، وتؤكد بقوة أن الخلية أثناء انقسامها تعرض صورة من النشاط المستمر التغير . نشاط ناشىء من اشتراك وتفاعل قوى تنبع أصلا من السيتوبلازم ومن الكروموسومات • وهذه القوى ، التى لا يزال ادراكنا لها غير واضح وليست مفهومة تماما للآن ، تقبع أصولها دون شك فى الأنظمة والتفاعلات الكيميائية الحيوية التى تعمل داخل حدود الخلية الكاملة السليمة •

وقد قدمت فروض نظرية عديدة لتفسير الأوجه المختلفة لديناميكيات الكروموسوم والخلية • والى أن نفهم هذه الأنظمة نفسها على أساس فيزيائى وكيميائى ، فاننا لن نملك الا التكهن عن الميكانزمات التى تشملها والمسببة لها • وليس حتما أن يدعو هذا الموقف الى أى فتور أو تثبيط ، حيث ان الظواهر الوصفية معروفة على نحو من التأكد ، وكما نعرف فى معظم مجالات العلم أن الوصف يسبق دائما تحليل المسببات • ودون شك فان التقدم السريع الحالى فى البحوث السيتولوجية على المستويات الفيزيائيه والكيميائية ينبىء بأن السيتولوجيا ستشهد سريعا حلول كثير من المشاكل التى تبدو الى هذه اللحظة مستعصية الفهم •

وتتجه جميع أوجه النشاط ، المرئية مجهريا والتى تحدث داخل الخلية أثناء الانقسام الى تحقيق غرض واحد وهو توفير خلايا اضافية تكون أساسا من نفس التركيب الوراثى • وسواء أسفرت عملية الانقسام عن مجرد

زيادة فى عدد الخلايا كواحد من أوجه نمو الكائن أو كزيادة فى عدد أفـراد الكائن ، كما هو الحال فى البكتريا والحيوانات الأولية (البروتوزوا) ، أو أسـفرت عن تكوين الخـلايا الجنسية أو الأبـواغ اللاجنسية فانه يبدو أن التغيرات التى تحل بالكروموسومات والسيتوبلازم متماثلة فى التفاصيـل ولربما فى النشأة ٠

ويختلف الانقسام الميوزى عن الميتوزى فى أن الأحداث التى تجرى خلاله أكثر تعقيدا وأن النواتج التى تنشأ عنه أكثر تنوعا ٠ ولكن يمكن اعتبار هذه الفروق كتعديلات تواؤمية استتبت خـلال مجـرى تطور الأنظمة الجنسية ٠ وبالحكم على أساس الفروق التى تعرضها الطرز المختلفـة من الخلايا ، فان الانقسام الميتوزى أيضا لابد وأن يكون قد مر بصور متنوعة من التطور خاصة به ، وذلك بالرغم من أن حدوث الانقسام الميتوزى على نحو يكاد يكون عاما فى الكائنات وبصورة منتظمة جيدة التكامل يمنع اعادة تكوين صورة مستنيرة لتطور الانقسام الميتوزى ٠

ويجب أن نذكر دائما ، خلال المناقشة التالية لديناميكيات الكروموسومات والسيتوبلازم أن هذه كلها ان هى الا ظواهر تواؤمية تمكن الخلية من تأدية وظيفة مكاثرة نفسها على أحسن وجه ، ولا يوجد أى معنى للنظر اليها على ضوء آخر ٠ ويمكن من باب التسهيل الفصل ، عرفيا ، بين أوجه النشاط التى تجهز الكروموسومات للانقسام وتلك التى توفر ميكانزم الانقسام ، فالأولى كروموسومية المنشأ والثانية سيتوبلازمية ٠

ويجب منطقيا اعتبار ظاهرة تكوين الكيازما (العبور الوراثى) كجزء أساسى مكمل للنشاط الميوزى فى الدور التمهيدى ولكنها ستعالج منفصلة فى الباب التالى لأهميتها الوراثية السيتولوجية .

تـكاثر الـكروموسومات

من الممكن على ضوء معلوماتنا الحالية أن نقرر تماما الطريقة التى تتكاثر بها الكروموسومات ذاتها ٠ والمشكلة فى طبيعتها الأساسية كيميائية حيوية حيث ان المفروض أن الكروموسومات تكون ، عن طريق عملية تحفيز ذاتى ، نسخة لنفسها من المواد المتيسرة المتوافرة فى جيرتها المباشرة ٠

ومع غياب المعلومات الايجابية فان المقارنة المعتاد رسمها ، هى أن تكاثر الكروموسوم يماثل التكاثر فى الفيروسات البللورية ، فالمفروض أنه يمكن للحبيبة الفيروسية ، فى حالة النشاط الأيضى ، ان تعمل كطابع أو نموذج لعملية النسخ فالفيروسات عند دخولها الخلية تتكاثر فى سرعة فتحول البروتين والحامض النووى الموجودين بالخلية أو المواد السبقية لها الى بروتينات الفيروس النووية • ومع تزايد حبيبات الفيروس تتناقص كمية البروتين الموجودة بالخلية (فراى - ويسلنج ١٩٤٨) • والمفروض أن بروتينات الخلية تتحول عند ملامستها أو تأثرها ببروتينات الفيروس ، الى وحدات تماثل فى بنائها الكيميائى بناء الحبيبة المعدية • والظاهر أن جزىء التربسين يتمتع بنفس الخواص فيحول أية مادة تمهيدية للتربسين فى جيرته الى تربسين فعال •

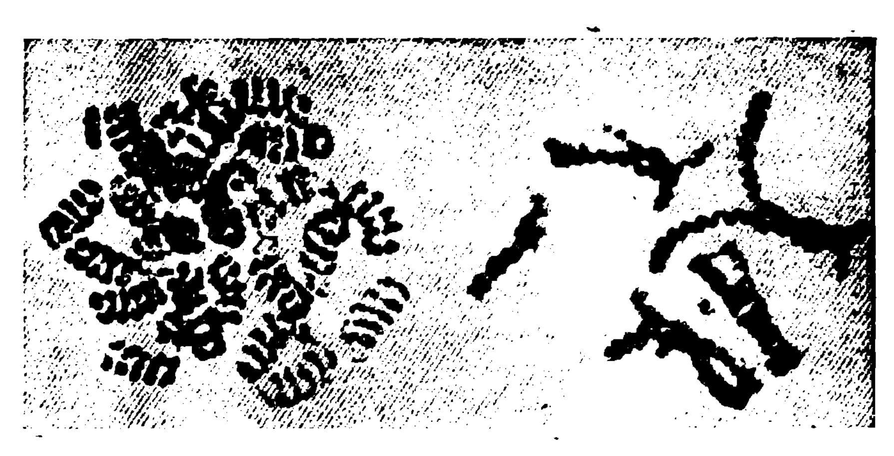
وتكتسب فكرة التناظر بين تكاثر الفيروس وتكاثر الكروموسوم تدعيما من قوة الحقيقة المعروفة بأن كلا منهما من البروتينات النووية • وأخذت الأمور تبدو على أن البروتينات النووية تضفى تأثيراتها العميقة مباشرة أو غير مباشرة عن طريق عمل الانزيمات • غير أنه اذا أردنا التقدم بالمناظرة الى مابعد هذه النقطة فلا مناص من الدخول فى عالم التكهنات حيث انه من الواضح أن الوصول الى تفهمات واعية يجب أن يستند الى معرفة أكثر تفصيلا للتركيب الجزيئى للكروموسوم بالاضافة الى تفهم جميع طاقاته ، ولقد قدم دلبروك (١٩٤١) فرضا نظريا فذا عن التحفيز الذاتى لتخليق عديدات الببتيدات وعلاقته بتكاثر الكروموسومات والتزاوج والتنافر ولكن من الواضح أن التحقق من صحتها لابد وأن ينتظر مزيدا من التجارب •

وهناك حقيقة واحدة مؤكدة وهى أن الجينات والكروموسومات ، فيما عدا بعض الاستثناءات النادرة ، تكاثر نفسها بدقة • ونشاهد الأدلة على هذا التكاثر فى كل انقسام للخلية وذلك عندما ينجلى كل كروموسوم عن كرماتيدتين • وكان الكثيرون يعتقدون أن هذا التكاثر يحدث لكل جين مرة فى كل دورة للخلية (انظر دلبروك ١٩٤١) ، ولكن ليس هذا على أى حال بالأمر المؤكد حتى فى الخلايا التى تنقسم بسرعة • وقد ذكر هسكنز (١٩٤٧) أنه لابد أن تمر الخلية فى دورة انقسام لكى تظل ثنائية المجموعة أما فى الحالات التى يحدث بها بعض التأخيرات كما فى خلايا المعى الوسطى مثلا فى البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨

وجرل ١٩٤٦) ، أو حيث يقف الانقسام دون أن يقف النشاط الخلوى كما فى خلايا الغدد اللعابية فى ذات الجناحين فان الكروموسومات تستمر فى الانقسام لتعطى وحدات عديدة الخيوط (بوليتينية) أو خلايا متعددة المجموعات (هوايت ١٩٤٦ ب) • وعلى هذا فان تكاثر الكروموسومات يجب أن يقع أثناء دور الراحة وليس خلال مراحل الانقسام النشيطة • كما يبدو أيضا أن هذا التكاثر عملية مستمرة ومستقلة عن انقسام الخلية وانقسام النواة وذلك بالرغم من وجود توافق بينها فى الأنسجة الجنينية أو المرستيمية • وكثيرا ما أشير فى المراجع السيتولوجية الى « وقت انشقاق الكروموسوم » ولكنه غالبا ما تكون التفسيرات ليست بذات أهمية عامة وذلك لأن المؤثرات المختلفة تعطى أوقاتا مختلفة لحدوث الانشقاقات الفعالة • ولذلك فانه كثيرا ما تعطى التفسيرات عن البناء التركيبى للكروموسوم دون أشارة الى عملية التكاثر بالرغم من أن علاقتهما ثابتة لا يمكن فصمها • وحيث أن هذا الموضوع واضح الاتصال بالتركيب الكيميائى البنائى للكروموسوم فان استمرار مناقشته ستؤجل الى أن يبحث هذا الموضوع (الباب الحادى عشر) •

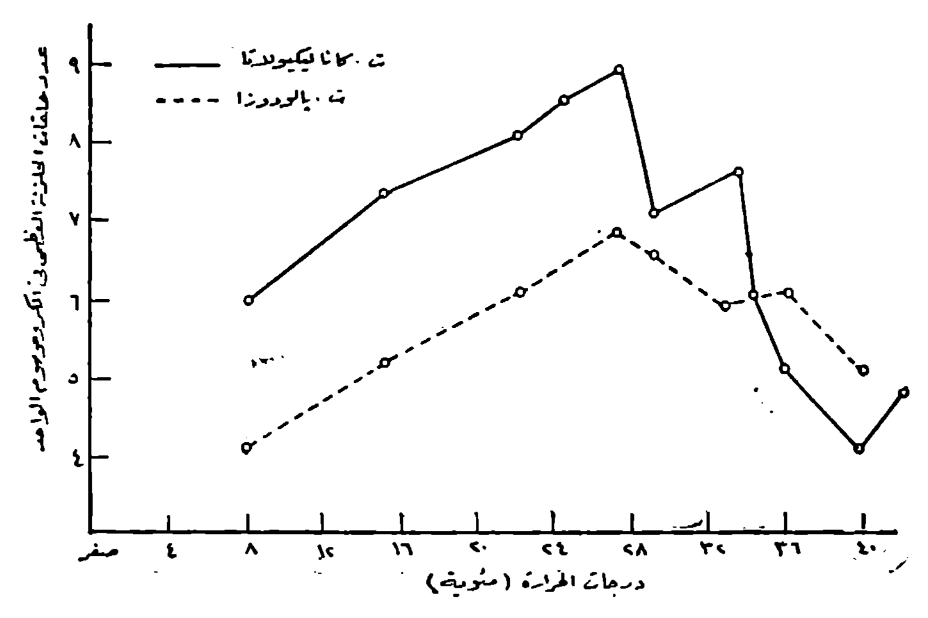
انكماش الكروموسومات

من الخصائص المميزة للكروموسومات أثناء الانقسام الخلوى الانكماش الكبير الذى يقع بها تدريجا مع تقدم الانقسام من الدور التمهيدى المبكر الى الدور الاستوائى • ومن الواضح أن هذه العملية هى وسيلة تواؤمية تسمح للكروموسوم الطويل أن يتم انقسامه فى حيز ضيق نسبيا • حيث أن الكروموسوم الصغير يكون أكثر سهولة فى التحرك على المغزل من الكروموسوم الطويل الرفيع • وتكشف تحضيرات خلايا الدور الاستوائى فى التريليوم أو الترادسكانتيا ، السابق معاملتها بأبخرة الامونيا أو بمحلول مخفف من سيانور البوتاسيوم قبل التثبيت والصبغ ، عن أن الكروموسومات الكبيرة مكونة من سلسلة من الحلقات الحلزونية المنضمة بعضها الى بعض على هيئة زنبرك سلكى (شكل ٧ ــ ١) • وتعطى الحلقات الحلزونية فى المحضرات الزائدة الاصطباغ المظهر المجعد الذى يشاهد عادة فى كروموسومات الدورين الاستوائى والانفصالى • ويختلف عدد اللفات مع اختلاف الحرارة (شكل ٧ـ٢) والتركيب العاملى وربما التغذية ، ومن المفروض بصفة عامة أن الكروماتيدة



شكل ٧ ـ ١ : الحلزنة الكبرى كما ترى فى كروموسومات الدور الاستوائى الميوزى فى الترادسكانتيا الى (اليسار) وفى التريليوم (الى اليمين) ٠

هى وحدة الحلزنة ٠ ويمكن ملاحظة أن كلا من الكروماتيدتين مستقل فى حلزنته وذلك حيث تكون كل من الكروماتيدتين منفصلة عن الأخرى فى جلاء ٠ وفى بعض الحالات كما فى الكروموسومات الميوزية فى الحشرة بيوتو (هيوز



شكل ٧ ـ ٢ العلاقة بين عدد حلقات الحلزنة الكبرى فى الكروموسوم الواحد ودرجات الحرارة فى نوعين من الترادسكانتيا ٠

شريدر ١٩٤٤) قد أمكن بيان أن انصاف الكروماتيدات تنكمش وتنفصل مستقلة ولكن هذا لم يشاهد فى الخلايا الميتوزية • وفى معظم الكائنات لا يمكن فى الأحوال العادية تمييز أنصاف الكروماتيدات •

وهناك قليل من الشك فى أن الانكماش فى الدور التمهيدى فى الانقسام الميتوزى والانقسام الميوزى يرجع غالبه الى نظام الحلزنة • ومن ناحية أخرى فان استطالة وانكماش الكروموسومات ، عندما لا تكون مصحوبة بتغيرات تركيبية مرتبة ، تجعل كل معالجة للأنظمة الداخلة فى العملية معقدا • وقد تبين أن موضوع انكماش الكروموسومات خادع ومعقد وهو الذى كانت عمليته تعتبر فى وقت ما بسيطة نسبيا • وبالرغم من النتائج التى حصلنا عليها خلال انقضاء عدة عقود من السنين فى البحث المركز فانه لم يتحقق للآن أى اتفاق عام فى الرأى عن طبيعة الحلزنة أو عن نظام نشأتها التكوينية •

ويدور معظم الخلاف حول تفسيرات وحدات تركيبية تقع عند حدود قوة الاظهار • ولهذا السبب فانه يحتمل أن يكون أى تقدم آخر بطيئا ، حيث ان استعمال كائنات مختلفة لتوضيح نقاط الخلاف ، واحتمال وجود أنظمة مختلفه للحلزنة تعطى مظاهر تركيبية متشابهه ، يمنع أى تعميم يشمل جميع ظواهر الانكماش •

فالى هذا التاريخ كان المجهر الالكترونى قليل الفائدة فى تقدم الفهم فى هذا الموضوع ولهذا فقد قيل على سبيل الدعابة ، ولكن مع كثير من الصحة، أنه يمكن للمرء فى دراسة انكماش الكروموسومات أن يرى كل ما يرغب فى مشاهدته ولا شىء أكثر من ذلك •

ويجب التمييز عند اعتبار موضوع الانكماش بين «طول الكروموسوم» و «طول الكرومونيما» فالأول يدل على الطول الاجمالى للكروموسوم من أحد الطرفين الى الطرف الآخر دون الرجوع الى درجة حلزنة الكرومونيمات داخله ومن ناحية أخرى فان طول الكروموسوم هو أيضاً «طول المادة المغلفة» ، وطول الكرومونيما هو طول الخيوط الكروموسومية نفسها بغض النظر عن حالة الحلزنة بها • ويمكن فى الكروموسوم الخالى من الحلزنة قياس طول الكرومونيما بالقياس المباشر • أما طول الخيط المحلزن فلا يمكن تعيينه الا بمعرفة طول الكروموسوم وعدد وقطر لفات الحلزنة والمسافة بين كل منها والأخرى • وتظهر ضرورة الاحتفاظ بهذه التفرقة بين طرازى القياس حيث

أنه قد أمكن بيان : (١) امكان الوصول الى تحقيق تقصير طول الكروموسوم عن طريق تكوين نظام للحلزنة فى كرومونيما ثابتة الطول (يهيىء الحلزون السلكى الخاص بالأبواب شبيها ممتازا للمقارنة) (٢) امكان تغير طول الكرومونيما الى درجة كبيرة دون حدوث تغير يناظره فى طول الكروموسوم (هسكنز ١٩٤١) • (٣) امكان زيادة أو نقص طول الكرومونيما دون ظهور أى تغير تركيبى يتصل بنظام الحلزنة • وقد بين دورى (١٩٤١) هذه النقطة الأخيرة فى كروموسومات الخلية البيضية الأمية فى البرمائيات ، بينما بينها دانجلو (١٩٤٦) كذلك فى كروموسومات الغدة اللعابية فى الكيرونومس عن طريق دراسات مجهرية لمعالجات فنية مختلفة •

التغيرات في طول الكروموسوم وفى طول الكرومونيما

يمكن دراسة كروموسومات الدورين الاستوائى والانفصالى بسهولة أكثر لأنها تمثل حالة من الانكماش أشد من الموجودة فى الأدوار المبكرة • وكذلك لأنه يسهل تقدير درجة الانكماش من خلايا محضرة باستعمال طرق أو تكنيك البطء • والانكماش أكبر ما يكون فى الخلايا الميوزية ، وليس من الضرورى أن يكون واحدا فى جميع طرز الخلايا الميتوزية (جدول ٧ ـ ١) • وفى

جدول ٧ ـ ١

متوسط أطوال الكروموسومات بالميكرون فى الدور التمهيدى (ت) والدور الاستوائى (س) فى الانقسامين الميتوزى والميوزى (ساكس وساكس ١٩٣٥) •

النوع	الانقسام الميتوزى				الانقسام الميوزى	
	الطرف الجذرى		البوغ الصغير			
	ت	س	ت	س	ت	س
فيشيا فابا	٤٨	١٣	٣٦	١١	٩٨	٩
نوع من الترادسكانتيا	٥٦	٢١	٦١	١٢	٨١	٩
ليليوم ريجال	٣٥	٢٢	—	١٥	٨٣	١٢
سيكيل سيريل	٣٧	١٤	—	—	٦١	٨

الخلايا الميوزية تجرى عادة عمليات القياس هذه فى الدور الضام على أنه يمثل الدور التمهيدى ٠ ولكن الاتفاق عام على أن كروموسومات الدور القلادى أطول من الكروموسومات فى الدور الضام ٠ ويبلغ طول الكروموسومات فى الدور الضام ، تبعا لساكس وساكس (١٩٣٥) ، من سبع الى عشر مرات طولها فى الدور الاستوائى الميوزى ٠ وهذا يمثل درجة من الاختزال فى الطول أكبر كثيرا عن التى يتميز بها الانقسام الميتوزى حيث نجد أن نسبة الانكماش الأكثر شيوعا هى من ٢ : ١ الى ٤ : ١ ٠ وقد بين مانتون (١٩٣٩ و ١٩٥٠) فى دراسة للسرخس الملكى (ازموندا ريجالس) أن كروموسومات الدور القلادى أطول من كروموسومات الدور الضام بمقدار ٥٠٪ ولذلك فان درجة الانكماش الاجمالى للكروموسومات الميوزية هى أكبر حتى فى المقدرة من الدور الضام٠وقد أشار مانتون أيضا الى أن طول الكروموسوم فى الدور الضام يساوى طوله تقريبا فى أبكر مرحلة يمكن قياسه فيها فى الدور التمهيدى الميتوزى ٠ وهكذا فان طول نفس الكروموسوم فى الدور القلادى أطول كثيرا منه فى الانقسام الميتوزى ٠ وقد وجد مانتون من حساب لطول الكرومونيما أثناء المراحل المختلفة فى الانقسامين الميتوزى والميوزى ، أنه لم تظهر تغيرات فى طولها أثناء الانقسام الميتوزى فى حين كان طولها أثناء الانقسام الميوزى أقصر منه فى الكروموسومات الميتوزية بما يتراوح من ٣٣ الى ٥٠ فى المائة ٠ وهو انكماش عزى الى تقلص اضافى للييفات الكرومونيمات ، تماما كما يتقلص الكيراتين أو الميوزين عن طريق الانطواء المتعرج لجزئيات البروتين ٠ وتزداد الكروموسومات فى القصر تدريجا خلال كل من الانقسامين الميتوزى والميوزى ٠

وبصفة عامة لا تتفق البيانات المستمدة من الدراسة التفصيلية لكروموسومات التريليوم مع ما ذكرناه عالية (هسكنز ١٩٤١) ٠ فقد وجد هسكنز والمشتغلون معه ــ مع اعتبار الكروموسومات الخمسة فى المجموعة الأحادية وحدة ــ أن طول الكروموسومات فى الانقسام الميوزى يزداد فى الدور التشتتى من ٨٦ الى ١٢٥ ميكرونا ثم يأخذ فى التناقص الى حوالى١٠٠ميكرون فى الدور الاستوائى الأول ٠ ويستمر هذا الطول دون تغير الى الدور الانفصالى الثانى حيث يتناقص الى حوالى ٨٠ ميكرونا ، وهو طول يقارب ما يوجد فى الدورين الاستوائى والانفصالى فى الانقسام الأول للأبواغ الصغيرة ٠ غير أن الطول فى الكرومونيما يتباين بدرجة كبيرة ٠ فيتغير طولها بعملية استطالة من ٩٢٠ ميكرونا فى الدور القلادى الى ١٠٤٠ ميكرونا فى الدور التزاوجى ٠ ومع أن الطول يتناقص خلال الادوار الضام والانفراجى والتشتتى

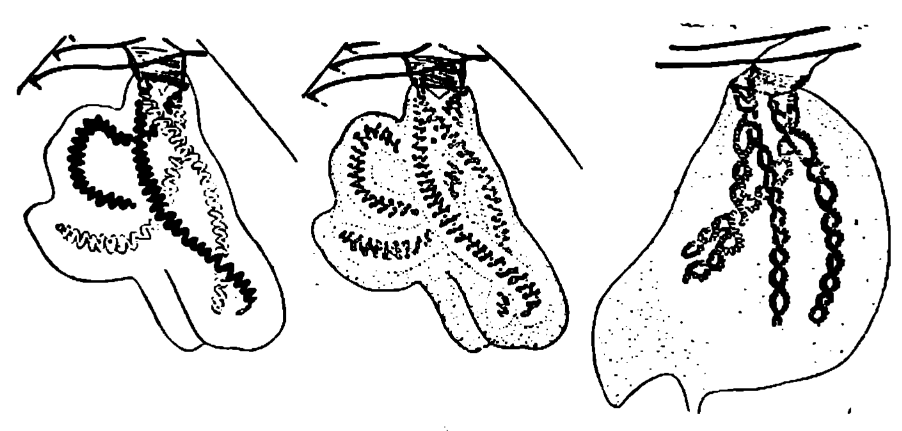
المبكر فان الطول يزداد بعملية استطالة ثانية الى ٢٠٠ فى أواخـــر الدور التشتتى والى ٣٠٠ فى الدور الاستوائى الأول والى ٣٥٠ فى الدور الانفصالى الأول ، ويحتفظ بالطول الأخير الى الدور الانفصالى الثانى ٠ وفى الانقسـام التالى للبوغ الصغير يصل ثانية طول الكرومونيما فى الدور التمهيدى الى حوالى ١٠٠٠ ميكرون ثم يتناقص الى ٦٥٠ ميكرونا فى الدور الاستوائى ثم يستطيل الى ١٠٠٠ فى الدور الانفصالى ٠

وحيث انه من الواضـح فى انقسـام الأبـواغ الصغيرة أن أطـوال الكروموسومات متساوية تقريبا فى الدور الاستوائى والدور الانفصالى فى حين تختلف أطوال الكرومونيما كثيرا ، فلابد أن هذا يعنى أن الكرومونيما أكثر انضماما فى لفاتها فى كروموسوم الدور الانفصالى عنها فى كروموسوم الدور الاسـتوائى (سـبارو ١٩٤٢) ٠ ومن الواضـح أيضا من مقارنة أطـوال الكروموسومات والكرومونيمات من الدور التشتتى الى الدور الاستوائى الأول أن انكماشا فى الأولى قد يصاحبه زيادة فى الثانية ٠ ولم تجر دراسات دقيقة مماثلة فى كائنات أخرى ولذلك فليس هناك تأكيد عن مدى الانطباق العام لهذه المعلومات ٠

حلزنة الكروموسومات

من الضرورى قبل معالجة موضـوع حلزنة الكروموسومات أن نمهـد لها بالنظر فى المصطلحات المستعملة ٠ فالموجود بالمراجع عن هذا الموضوع مربك الى أقصى الحدود بسبب تداخل تعاريف كثير من المصطلحات ٠ ومـع أن المصطلحات المستعملة هنا قد اختيرت بعد اعمال الرأى ، فانه قد روعى ما أمكن أن تكون متفقة مع الاستعمال العام ٠

وتعرض الكروموسومات الميتوزية الكبيرة عادة مظهرا ممتلئا عنـــد تحضيرها بطرق التكنيك العادية للتثبيت والصبغ ٠ غير أنه يمكن ، عن طريق معاملات سبقية بالماء الساخن أو سيانور البوتاسيوم أو أبخرة الأمونيا ، بيان أن كل كروموسوم عند الدور الاستوائى يكون على هيئة حلزون ٠ وتماثل الحلزنة الى حد ما تلك الموجودة فى زنبرك سلكى طويل (شكل ٧ ــ ٣) ٠ واللفات الفردية أو الحلقات تؤلف الحلزون الميتوزى أو القياسى الذى يتجدد خلال الدور التمهيدى لكل انقسام ويظل عدد الحلقات وقطرها ثابتين فى حدود



شكل ٧ ــ ٣ : كروموسومات الدور التمهيدى فى الحيوان الأولى هولوماستيجوتويديس تيوسيتالا مبينة الحلزنة الكبرى (الى اليسار) والحلزنة الصغرى (فى الوسط) فى الكروماتيدات المنفصلة • ويبين الرسم الى اليمين الالتفاف النسبى • الذى يمكن أحيانا أن يرى وجوده بين انصاف الكروماتيدات • المغزل مستطيل الشكل ويمتد بين السنتريولين الرفيعين الطويلين •

معقولة ، وليس ذلك فقط فى خلايا الفرد الواحد بل وفى خلايا الأفراد المختلفة للنوع الواحد • ويدل الانفصال الحر للكروماتيدات فى الدور الانفصالى الذى يتم دون تشابك على أن الكروماتيدة هى الوحدة فى عملية الحلزنة • ومع مرور الكروموسومات المحلزنة خلال الدور البينى وظهورها ثانية فى الدور التمهيدى التالى تكون الحلزنة الميتوزية قد تلاشى معظمها ولا يبقى من آثارها الا التواءات مفككة لا تلبث أن تستقيم وتنمحى تماما عندما تدخل الكروموسومات فى دورة جديدة للحلزنة الميتوزية • وتعرف هذه الالتواءات المفككة بالالتواءات أو الحلزنة الأثرية (شكل ٧ ــ ٣) •

وفى الدور التمهيدى الميتوزى فان الكروموسومات تكون طويلة نسبيا تتألف من كروماتيدتين تلتف كل منهما حول الأخرى بالطريقة التى يلتف بها سلكا الحبل الكهربائى المزدوج (شكل ٧ ــ ٣) • ومع تقدم الدور التمهيدى وازدياد قصر الكروموسومات تتخلص الكروماتيدتان من التفاف كل منهما حول الأخرى وفى النهاية يرقدان جنبا الى جنب • والظاهر أن هذه العملية تكون مصحوبة بدوران أطراف الكروماتيدات مع بقاء السنترومير غير المنقسم وظيفيا على اعتباره النقطة الوحيدة الثابتة فى الكروموسومات • ويؤلف الالتفاف المفكك لكل من الكروماتيدتين حول الأخرى ما يعرف بالالتفافات النسبية •

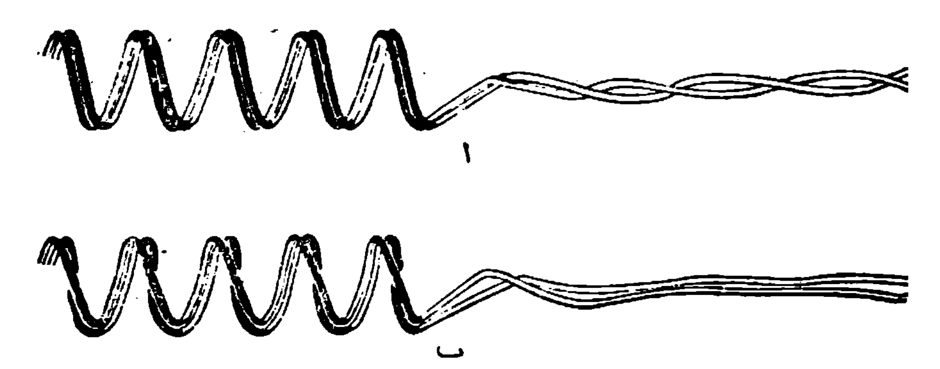
ويرجع أصل الالتفافات النسبية الى الحلزنة الميتوزية فى الدور الانفصالى

السابق ، تماما كما هو الحال فى الالتواءات الأثرية • ومن الممكن تفسير نشأتها بأحد وجهين : فاذا كان الكروموسوم فى الدور الانفصالى فردى الخيط فى تركيبه ، كما يتمسك بذلك دارلنجتون (١٩٣٧ أ) ، فان انقسامه أو تكاثره الطولى فى بداية الدور التمهيدى بالاضافة الى استقامته بعد ذلك سيترك الكروماتيدتين متشابكتين • ويمكن تمثيل هذه الظاهرة بسهولة عن طريق قطع شريط حلزونى من الورق على مدى مستواه الطولى دون السماح للأطراف بالدوران • فان مد الشريط الى كامل طوله سيكشف أن الشطرين الطوليين له سيكونان ملتفين الواحد منهما حول الآخر فى التفاف مفكك طويل •

ويستند التفسير الثانى على الفرض النظرى القائل بأن الكروموسوم فى الدور الانفصالى يكون منقسما فعلا ، وهو فرض مقبول عامة ، وأنه كان على هذه الحال فى الوقت الذى كانت تجرى به فى الدور التمهيدى الحلزنة ككروماتيدة • ولما كانت الكروماتيدة هى وحدة الحلزنة فى الدور التمهيدى فان تلاشى الحلزنة القياسية عندما يحل الدور التمهيدى التالى سيترك الكروماتيدات الجديدة (وهى أنصاف الكروماتيدات فى الانقسام السابق) فى حالة التفاف نسبى • ولا يوجد عدد من الالتفافات النسبية فى الدور التمهيدى المبكر يوازى عدد حلقات الحلزنة الميتوزية فى الدور الانفصالى السابق • ولكن ربما يعزى الفرق بين العددين الى الواقع فى أن دوران أطراف الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص فى عدد الالتفافات حتى لا يبقى منها ، عند الدور الاستوائى ، الا القليل أو تتلاشى تماما •

وستفيد اضافة مصطلحين آخرين فى توضيح علاقات الحلزنة الميتوزية فيقال للكروماتيدتين اللتين تلتف الواحدة منهما حول الأخرى فى الدور التمهيدى بأن (حلزنتهما التفافية أو اشتباكية بلكتونيمية) (شكل ٧ — ٤)أى أنه لا يتيسر للكروماتيدتين أن تنفصلا جانبيا على مدى طولهما دون دوران أطرافهما • ومن ناحية أخرى ، يقال للكروماتيدتين أن حلزنتهما جانبية أو خالصة (باراليمية) اذا كان من المتيسر للكروماتيدتين المحلزنتين معا أن تنفصلا جانبيا دون تشابك • ويتبين الطراز الأخير من الحلزنة على أحسن وجه من الحلزنة المستقلة للكروماتيدتين أثناء الانقسام الميوزى مما يسمح لها بالانفصال الجانبى الحر فى الدور الانفصالى الأول •

وبقصد التوضيح يمكن صنع هذين الطرازين من الحلزنة المتشابكة أو



شكل ٧ ــ ٤ : (أ) حلزنة التفافية او اشتباكية (بلكتونيمية) و (ب) خالصة او جانبية (بارانيمية) • يؤدى شد الحلزون الأول الى التفاف نسبى للكروماتيدتين وبنفس الطريقة يؤدى الثانى عند شده الى ترك الكروماتيدتين حرتين •

الخالصة باستعمال قطعتين من السلك وذلك بلفهما حول قضيب مع مراعاة توازى السلكين دائما • فاذا سحب الحلزون بعد ذلك ، كاملا من القضيب ، ثم شد من الطرفين حتى ينفرد نجد أن السلكين يلتف كل منهما حول الآخر فى التفاف نسبى أو متشابك • وكذلك يمكن صنع حلزون من الطراز الجانبى أو الخالص باستخدام نفس السلكين وذلك اذا راعينا أن ندور بالسلكين معا نصف دورة (١٨٠°) فى الاتجاه العكسى لكل لفة كاملة حول القضيب • غير أن هذا التوضيح لا يتضمن بأية حال أن الكروموسومات تتبع فى حلزنتها هذه الطريقة •

ويمكن مقارنة صورة الحلزنة فى الانقسام الميوزى بما نجده فى الانقسام الميتوزى غير أنها تكون تعقيدا ويرجع ذلك الى حدوث التزاوج (التلاصق) وتكوين الكيازمات ، وكذلك الى الدرجة الكبرى من التقلص التى تصل اليها الكروموسومات • وتتميز الوحدات التزاوجية الثنائية (الثنائيات) فى الدور الاستوائى فى كائنات مثل التريليوم والترادسكانتيا (شكل ٧ ــ ١) بالحلزنة الواضحة ذات القطر الأكبر واللفات الأقل فى العدد عن الموجود فى نفس الكروموسومات فى الدور الاستوائى الميتوزى • وهذه هى الحلزنة الكبرى فهى رغم الاختلاف فى التسمية تناظر الحلزنة الميتوزية •

ولا يتبين فى الدور الاستوائى انفصال الكروماتيدتين فى الكروموسومات المحلزنة ولكن انفصالهما الحر أثناء الدور الانفصالى يدل على طبيعة حلزنتهما

الجانبية* أو الخالصة · وبالاضافة الى ذلك فانه يمكن ، فى التحضـيرات الواضحة فى الترادسكانتيا ، تمييز حلزنة ضيقة الحلقات «الحلزنة الصغرى» التى تمتد على طول الحلزنة الكبرى وتتعامد معها وقد اكتشفها فيوجى سنة ١٩٢٦ فى الترادسكانتيا غير أن وجودها فى الكائنات الاخرى لا يزال موضعا للجدل · وفى حين لا يبدو وجود شك فى أن الكروموسومات الكبيرة فى الترادسكانتيا مزدوجة الحلزنة فان هسكنز (١٩٤١) قد صرح بأن الحلزنة الصغرى فى التريليوم لا تخرج عن أنها مجرد تموجات فى الكروموونيما ولكن من ناحية أخرى قد قدم كولمان وهيلارى (١٩٤١) وكيف (١٩٤٨) دليلا فوتوغرافيا معقولا على وجود الحلزنة الصغرى فى نفس هذا الكائن · ومن المحتمل تماما أن يكون للفترة الزمنية للحلزنة بعض التأثير على نشأة وتكوين الحلزنة الصغرى مما يسمح بتفسيرات مختلفة حتى فى نفس الأنواع ·

وكما هى الحال فى الانقسام الميتوزى قد توجد الحلزنة الأثرية «بقايا الحلزنة» والالتواءات النسبية فى الانقسام الميوزى ، الأولى بصفـة قاطعة والثانية مع الاحتياط (التحرز) · فاذا اعتبرنا أن الكروموسوم فى الدور القلادى منقسم طوليا فلابد وأن يكون أيضا به التفاف نسبى كما هى الحال فى الدور التمهيدى الميتوزى · غير أن هـذا استخلاص يتوقف قبوله عـلى الفرض الأساسى الذى يبدأ منه الباحث ، وليس هناك اتفاق عام على ذلك ·

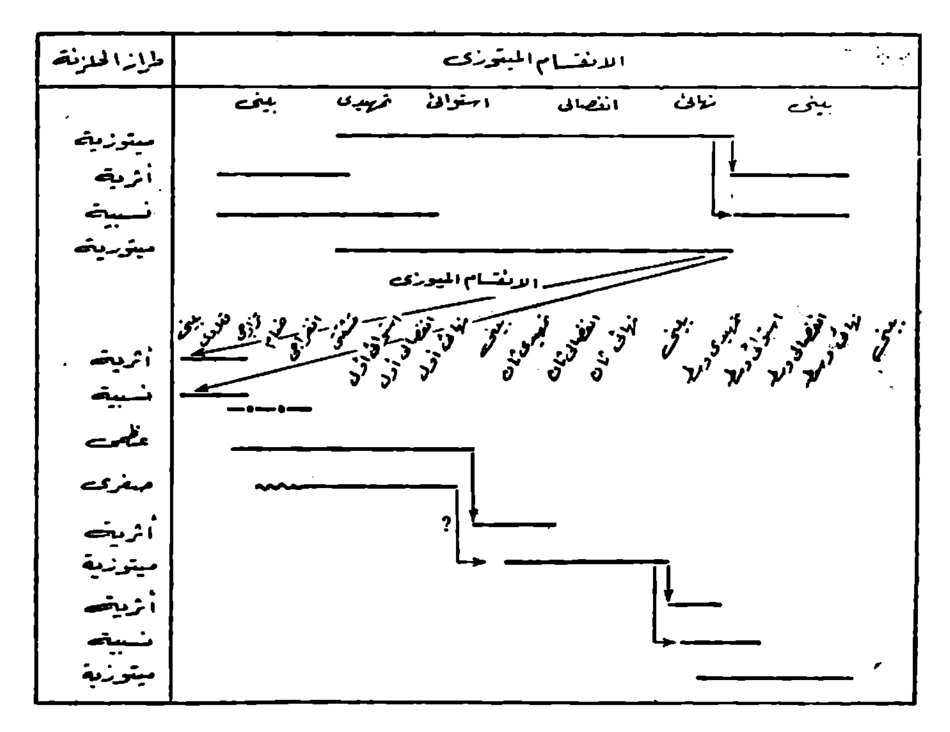
ويختلف المصير النهائى للحلزنة الميوزية فى الكائنات المختلفة · فتختلف الترادسكانتيا عن التريليوم وهما أكثر نباتين فحصا بدقة · فالأول وهو يعتبر أكثر قربا فى تمثيله لكل من النباتات والحيوانات يفقد حلزنته الكبرى فى الدور البينى الميوزى · ومن المعتقد أن حلزنته الصغرى تتسع حلقاتها لتعطى الحلزنة الواضحة فى الدور الاستوائى الثانى · وتظهر بقايا حلزنة الدور الاستوائى الثانى فى الدور التمهيدى لأول انقسام (للبوغ الصغير) يلى العملية الميوزية كحلزنة أثرية أو التفافات نسبية · أما فى التريليوم فلا يوجد دور بينى وتبقى الحلزنة الكبرى خلال انقسامى العملية الميوزية (ينتقل الدور الانفصالى الأول مباشرة الى الدور الاستوائى الثانى دون أية مراحل أخرى بينها) لكى تفقد أخيرا كحلزنة أثرية فى الدور التمهيدى فى الأبواغ الصغيرة · الا أن الفرق بين الجنسين ليس فرقا فى النوع ولكنه فرق فى الدرجة ·

ويلزم أيضـا الاشارة الى أنه فى المحضرات الواضحة للكروموسومات الكبيرة تكون الكروماتيدات منقسمة مرة واحدة على الأقل الى أنصاف كروماتيدات وذلك فى الدورين الاستوائى والانفصالى ٠ وتكون الحلزنة دائما فى هـذه الأنصاف من النوع الخالص مع احتمال استثناء بعض المواد المعاملة بالتسخين حيث تنحل الحلزنة نتيجة للتقلص الزائد (سوانسون ١٩٤٣ ج وكاوفمان ١٩٤٨) ٠ وأنصاف الكروماتيدات هذه هى التى ستكون الكروماتيدات فى الانقسام الأول للبوغ الصغير والتى يعرف بها وجود علاقة حلزنة من الطراز الخالص (سبارو ١٩٤٢) ٠ وقد بين ميكى (١٩٤٦) وجود حالة مماثلة فى النطاط رومالى ٠ ويوضح الشكل (٧ ـ ٥) بطريقة تخطيطية الدورة الكاملة للحلزنة من الدور التمهيدى الميوزى الأول الى الانقسام الأول للبوغ الصغير ٠

ولا يوجد اتفاق فى الرأى فيما يتعلق بنشأة الحلزنة وما يتبع ذلك من سلوك لها خلال الانقسام الخلوى ٠ وينبـع هـذا الخلاف فى معظمه مـن الصعوبات التى تصادف عند تحديد ميكانيكيات أية عملية عن طريق دراسة مادة محفوظة فى الحالة الاستاتيكية ، وكذلك من الاختلافات فى تفسـير خصائص تركيبية معينة للكرومونيمات تؤثر فى عملية الحلزنة أو تنتج منها ٠ غير أن هناك بضع خصائص معروفة الى درجة كبيرة من الثقة والتى يجب تفسيرها عن طريق ميكانزم شامل للحلزنة ٠

وهكذا يعرف (١) أن الكروموسومات الحلقية فى الدروسوفلا وفى الذرة يمكنها التقلص أو الانكماش وأن يتم الانفصال بين كروماتيدتيها دون أن تتشابك فى الدور الانفصالى (قد تتشابك أو لا تتشابك الكروماتيدات فى الذرة تبعا لحجمها ومدى وقوع العبور بين الكروماتيدات الشقيقة) و (٢) أن اتجاه الحلزنة على جانبى السنترومير يمينيا كان اتجاهها أو يساريا فانه يكون عشوائيا و (٣) أن انعكاسات فى اتجاه الحلزنة قد تحدث فى ذراع الكروموسوم. وقد أمكن بيان أن هذه الانعكاسات فى الكروموسومات الميوزية ليس لها علاقة بتكوين الكيازمات ومستقلة عنها (هسكنز وويلسون ١٩٣٨) فى حين أنه وجد فى الحيوان الأولى سبيروتريكونيمفا أن الكروماتيدات الشقيقة للكروموسومات الميتوزية تختلف فى اتجاه الحلزنة وكذلك فى مواضع انعكاسات اتجاهـها (كليفلاند ١٩٣٨ و ١٩٤٩) ٠

وترتبط الحالة التى تكون عليها الحلزنة بالميكانزم الذى يحكم هـذه



شكل ٧ ــ ٥ : علاقة طرز الحلزنة المختلفة بدورة الانقسام فى كل من الانقسامين الميتوزى والميوزى • الأسهم الرأسية تصل أنظمة الحلزنة المرتبطة ، فمثلا يؤدى حل الحلزنة الميتوزية فى الانقسامات الميتوزية الى الحلزنة الاثرية والالتفافات النسبية فى الانقسام التالى • وتصل الأسهم الطويلة المائلة آخر انقسام ميتوزى سابق للميوزى بالحلزنة الأثرية والالتفافات النسبية فى الدور التمهيدى الميوزى • ويمثل الخط مع النقط فى الانقسام الميوزى الالتفاف النسبى بين النظيرين ويجب التفرقة بينه وبين الالتفاف النسبى بين الكروماتيدات الشقيقة (هذا يفترض أن كروموسومات الدور القلادى ثنائية التركيب طوليا) • ويدل الجزء المموج فى الحلزنة الصغرى على عدم التأكد من وقت بدء نشأته • فى حين أن علامة الاستفهام الى جانب السهم الذى يصل الحلزنة الصغرى فى الانقسام الأول الميوزى مع الحلزنة الميتوزية فى الانقسام الثانى الميوزى تدل على عدم التأكد من العلاقة بينهما •

الظاهرة بطريقة لايمكن فصلها عنها • وفى حين أنه قد تعددت التفسيرات الوصفية للحلزنة فان التوصل الى تفسير ميكانيكى أو كيميائى لها قد غاب عن نظر باحثى السيتولوجيا • وستظل الحال كذلك حتى يصبح فهمنا للخواص الفيزيائية والكيميائية للتركيب البنائى أكثر تماما وكمالا • وقد افترض دارلنجتون (١٩٣٥) وجود حلزنة جزيئية تحدد سرعة داخلية يتعين على أساسها طابع السلوك المرئى مجهريا • ويؤدى هذا الفرض النظرى الى

اعتبار أن كروموسومات الدور الاستوائى ذات الحلزنة المضمونة الحلقات تقع تحت حالة من التوتر ، وهو فرض يؤيده ما شوهد من أنه تحت ظروف معينة من المعاملات كالتعرض للحرارة أو أبخرة الأمونيا أو محلول سيانورالبوتاسيوم تتراخى حلقات الحلزنة الى الحد الذى تختفى معه • والامتداد المنطقى لهذه النظرية الجزيئية للحلزنة هو أن نعتبر أن التشكيلات التركيبية للأحماض النووية والبروتينات فى الهيكل الكروموسومى هى التى تحكم حلزنة الكروموسومات ويظهر من دراسات التركيب البنائى للأحماض النووية والبروتينات أن الحالة الطبيعية لهذه الجزيئات هى أن تكون على هيئة لوالب حلزونية •

وفى التفسيرات الخاصة بمنشأ الحلزنة ، برزت المادة المغلفة للكروموسومات فى الصورة ، فقد افترض ساكس وهمفرى (١٩٣٤) أن الحلزنة الكبرى فى الترادسكانتيا هى نتيجة لتقلص المادة المغلفة التى تجبر الكرومونيمات المستقيمة على أن تنتظم فى شكل حلزونى • ولقد استخلص هسكنز والمشتغلون معه (هسكنز ١٩٤١) أن استطالة الكرومونيمات داخل مادة مغلفة ثابتة الطول تؤدى الى نفس الشىء فى التريليوم • ويتفق كولمان وهيلارى بصفة عامة مع تفسيرات هسكنز فيما عدا أنهما اعتبرا أن الاستطالة الظاهرية للكرومونيمات ما هى الا نتيجة زوال الحلزنة الصغرى التى كانت موجودة فى الدور الانفراجى • وينبىء انعكاس اتجاه الحلزنة بأن بدء الحلزنة قد يقع بطريقة حرة فى أى موضع من الكروموسوم • ودور المادة المغلفة فى الحلزنة مقبول من كووادا (١٩٣٩) ونيبل (١٩٣٩) ولكن دارلنجتون ينكره (١٩٣٧ أ) •

وبصرف النظر عن الميكانزم المسئولة عن نشأة الحلزنة فان تتابع تكوينها يسير من حلقات كثيرة ضيقة القطر فى الدور التمهيدى المبكر الى حلقات قليلة متسعة القطر (جدول ٧ ــ ٢) • وتحكم الحرارة وربما العوامل الوراثية درجة الحلزنة التى توجد فى فرد من النبات أو الحيوان (شكل ٧ ــ ٣) • وقد تحقق هذا للانقسام الميتوزى فى الهامستر الذهبى (كولر ١٩٣٨) وفى التريليوم (سبارو ١٩٤٢) وللانقسام الميوزى فى الترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٣ ب و ج) وفى النطاط (ريس ١٩٤٥) وفى التريليوم (كيف ١٩٤٨) وفى الازموندا (مانتون ١٩٥٠) •

وفى الانقسام الميوزى يظهر بالكروموسومات فى الدور القلادى حلزنة أثرية استمرت كبقايا للحلزنة الميتوزية السابقة ٠ وتظهر الكرومونيمات مزدوجة طوليا ولكن شكوك المشاهدات تجعل من الصعب تقرير وجود التفافات نسبية بالكروماتيدات ٠ ويجب ، نظريا ، وجودها اذا كانت الكروموسومات مزدوجة التركيب ٠ كما تظهر الكروموسومات فى الدور القلادى أيضا تركيبا حبيبيا أو ما يعرف «بالكروموميرات» التى وصفها كثير من البحاث ٠ وقد أمكن اظهار أن هذه الكروموميرات ، فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا وفى الخلايا الأمية للاسبرمات فى النطاط ، تتألف من خلقات دقيقة تمثل بدء النظام الحلزونى ٠ وحيث أن الحلقات تبدأ فى التكوين فى الدور القلادى أو أبكر من ذلك ، فى الدور البينى أو الدور النهائى السابق للانقسام الميوزى (ريس ١٩٤٥) ، فانها تكون غير منتظمة نوعا ما فى الحجم والعدد ٠ ولكن تتخذ الكروموسومات مع تقدم الدور التمهيدى ومع استمرارها فى التقلص تحديدا خارجيا أكثر انتظاما ٠

ويصحب نقص الحلقات فى العدد زيادة فى قطر الحلقة ٠ ونتيجة لذلك يمكن اعتبار تكوين التركيب البنائى المحلزن الذى يمتد الى الدورين الاستوائى والانفصالى على أنها عملية اختزال للحلزنة أو استبعاد لحلقاتها ، واعتبار الفترة التى تنشأ فيها الحلقات فى الدور القلادى أو أبكر من ذلك فترة للحلزنة ٠ ولا يتم زوال الحلزنة الا بفقد الحلزنة الأثرية فى الدور التمهيدى التالى ٠ وكما أوضح كولر (١٩٣٨) وسبارو (١٩٤٢) فان تفسيرا مشابها ينطبق فى حالة الكروموسومات الميتوزية (جدول ٧ ـ ٢) ٠

جدول ٧ ـ ٢

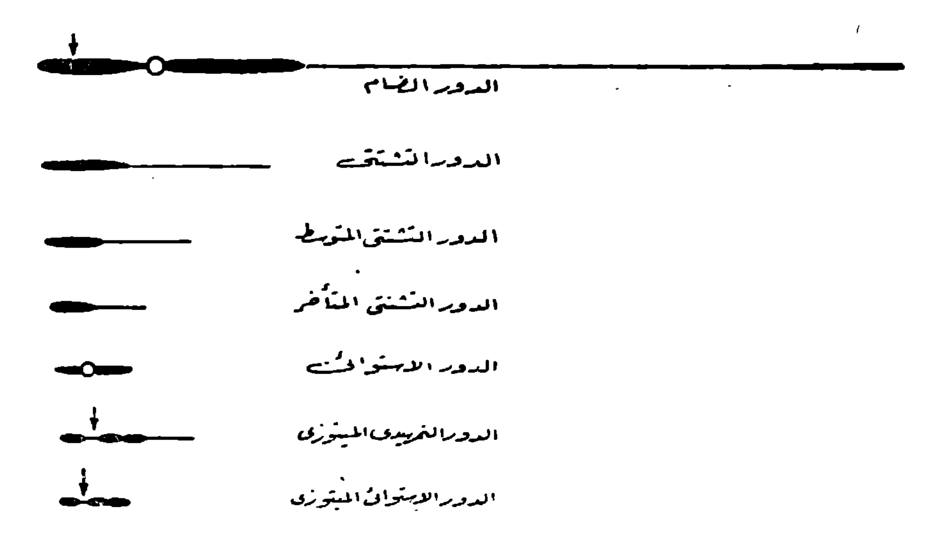
الطول الكروماتيدى بالميكرون وعدد حلقات الحلزنة فى كروموسومات المجموعة الاحادية الخمسة عند الأدوار المختلفة للانقسام الخلوى فى الأبواغ الصغيرة للتريليوم جراندى فلورم (سبارو ١٩٤٢) ٠

دور الانقسام	الطول الكروماتيدى	عدد حلقات الحلزنة
الدور التمهيدى المبكر	٣٤٦	٥٥٤
الدور التمهيدى المتوسط	٢٠٣	٢٥٩
الدور التمهيدى المتأخر	١٥٦	١٦٩
الدور الاستوائى	٩٠	١٢٠
الدور الانفصالى	٩٥	١٣٠

ويقتضى قبول التفسير السابق قبول عدد من النتائج الاضافية ، فذلك يعنى أن التجاذب التزاوجى بين الكروموسومات أثنـاء الدور التلاصقى أو الدور الضام يقع فى الوقت الذى تكون فيه الكروموسومات فى الحـالة المحلزنة وليس عندما تكون ممتدة تماما فى حالة خالية من الحلزنة كما كان يعتقـده سابقا أغلب باحثى السيتولوجيا ٠ ويعنى أيضا أن الكرومونيمة وهى الوحدة الأساسية للكروموسوم خيط متجانس مجهريا ولا يتميـز طوليا بأجسام حبيبية الشكل من أى نوع كان ٠ وعلى هذا ، كما قرر ريس (١٩٤٥) ، فان التميزات الموجودة بالكروموسومات الميتوزية (والميـوزية أيضا) والاختناقات الابتدائية والثانوية ، والتوابع ، والمناطق الهتروكروماتينية ما هى الا تعبيرات مختلفة للحلزنة التباينية للكرومونيمات ، وقد مد ريس فرضه ليشمل كروموميرات الكروموسومات الفرشائية فى البرمائيات وشرائط كروموسومات الغدد اللعابية ٠ ولكن معالجة هذه الكروموسومات وشدها بالابر المجهرية دون فقد لتركيبها الكروموميرى يدل على أنه ليس من الضرورى أن تكون جميع الكروموميرات قابلة للتفسير على أساس نظام للحلزنة (دورى ١٩٤١ ، دانجلو ١٩٥٠) ٠ ولكن من ناحية أخرى فسرجول (١٩٥٦) التركيب الكروموميرى للكروموسومات الفرشائية على أساس نظام للحلزنة (شكل ٥ ــ ١٥) متفق فى ذلك مع ريس ٠

غـير أنه من المؤكـد أن الأجسـام الهتروبكنوزية كالكروموسومات X فى ذكور النطـاط تكـون حلقـات حلزنتهـا مضمومة فى حـين أن حلقات الاوتوسومات تكون فى حالة أقل تكاثفا (كولمان ١٩٤٣ وهوايت ١٩٥٤) وعلى ذلك فانه من الممكن أن تعرض كروموسومات مختلفة أو أجـزاء من كروموسومات درجات مختلفة من الحلزنة فى نفس الخلية ٠ هذا ويستدل من دراسة براون (١٩٤٩) لانكماش الكروموسومات فى الطماطم (شكل ٧ ــ ٦) على أنه قد يكون أكثر أهمية أن نعرف على وجه التأكيد التركيب البنائى للعقد والكروموميرات فى الذرة فيما يتعلق بحلزنتها أو خلوها من الحلزنة ٠

وفى الوقت الذى لا توجد فيه بيانات تجريبية عن العلاقة بين الحلزنة الكروموسومية والعبور فهناك بعض الاهمية للاشارة الى أن الكروماتيدة هى الوحدة الأساسية لكلتا العمليتين وفوق هذا فقد اعتبر دارلنجتون (١٩٣٧ أ) أن تخفيف الالتفافات النسبية بين الكروموسومات النظيرة يؤدى الى العبور ـ



شكل ٧ ـ ٦ : رسم تخطيطى لتوضيح التغيرات فى طول الأجزاء الصبغية (الجزء السميك) وغير الصبغية (الخط الرفيع) من الكروموسوم النويى فى الطماطم كدالة لمراحل الانقسام الميوزى والميتوزى · تشير الأسهم الى منطقة النوية أما الدائرة المفتوحة أو الاختناق فتدل على السنترومير ·

فى حين أوضح سبارو (١٩٤٢) ان زوال الحلزنة من الكروماتيدات يمحو الالتفافات النسبية · وينبىء التوافق الزمنى بين الحلزنة والعبور أثناء الانقسام الميوزى أن العمليتين متصلتان الى درجة أكثر قربا مما كان يبدو الى الآن ·

التلاصق أو التزاوج

فى جميع المواد المعتاد دراستها سيتولوجيا التى من أصل نباتى أو حيوانى مثل أفراد مستقيمة الأجنحة أو عائلتى النجيلية والزنبقية ، نجد أن التلاصق أو التزاوج بين الكروموسومات النظيرة هو أحد معالم الانقسام الميوزى المميزة · وفى هذه الكائنات . تبدأ العملية ، طبقا للتعريف ، فى الدور التزاوجى وهو الدور الذى ينشط فيه التزاوج ويصل الى كامل غايته فى الدور الضام ، وهو الدور الثابت لعملية التزاوج وبعد ذلك ينتهى التلاصق بحلول الدور الانفراجى حين تصبح صورة انفتاح الخيوط فى الوحدة الثنائية مرئية · والتلاصق بصفة عامة ،عملية يحكمها تناظر الكروموسومات ،ويكون

تلازم الخيوط ، فى الانقسام الميوزى على الأقل ، مثنى مثنى وذلك حتى فى الخلايا التى يوجد بها فى نفس الوقت ثلاثة أو أكثر من الكروموسومات المتناظرة ٠

غير أن عملية التلاصق لاتخلو من التباينات الخاصة بها ٠ ففى الذرة يستمر الجهد لتحقيق التلاصق مثنى مثنى بين الخيوط حتى ولو اقتضى ذلك تزاوج بعض الأجزاء غير النظيرة (رودز وماكلنتوك ١٩٣٥) ٠ فمثلا فى نبات للذرة ثلاثى لأحد الكروموسومات ، قد يجد أحد الكروموسومات الثلاثة النظيرة نفسه ، نتيجة للتنافس على التزاوج ، دون قرين ٠ فاذا حدث هذا ولكى يشبع هذا الكروموسوم ميله فى التزاوج مثنى مثنى ، فانه ينطوى على نفسه وتتزاوج بعض أجزائه مع البعض الآخر لانظيريا ٠ وينطبق هذا بصفة خاصة على كروموسومات الطرز B فى الذرة ، مما ينبىء بأن الهتروكروماتين قد يحدد الى درجة معينة هذه العلاقة من التزاوج الشاذ غير النوعى ٠ وفى العادة ، لا يؤدى التلاصق اللانظيرى الى العبور٠ الا أن ستادلر (١٩٣٦) اقترح أن العبور قد يقع عقب تزاوج من هذا النوع مما يؤدى الى تنظيمات كروموسومية جديدة ٠

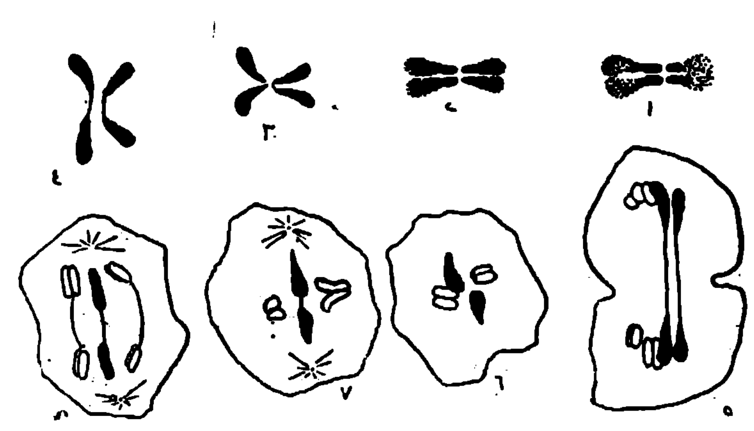
ويبدو أن وقت التلاصق والدرجة التى تتكاثف اليها الكروموسومات حين بدء التلاصق يتباينان فى حدود واسعة ٠ ومع أن غالبية باحثى السيتولوجيا يقبلون النظرية بأن التلاصق يبدأ فى الدور التزاوجى الا أن سميث (١٩٤١ و ١٩٤٢ أ ، ب) قد قدم دليلا على أن العملية قد تبدأ مبكرة ٠ وقد يصل هذا التبكير الى الدور النهائى المتأخر للانقسام الميتوزى السابق ٠ فاذا كان هذا ظاهرة عامة فان الوقت المتاح للتلاصق يكون أطول مما كان يعتقد سابقا وعلى هذا الوجه نضمن تحقيق التلاصق التام الذى نجده مميزا للخلايا الميوزية (وذلك بالطبع مع استثناء الفروق التركيبية التى تغير العلاقات التزاوجية) ٠ ويعارض وجهة النظر هذه ، الفرض النظرى الذى وضعه دارلنجتون (١٩٤٠ ج) بأن عامل الوقت هو أحد العوامل الرئيسية التى تحكم عملية التلاصق ٠ فهذا العامل ، كما يقرر دارلنجتون ، مسئول عن درجة التلاصق وعن مدى تحديد مواضع الكيازمات ، فيؤدى اختزال مدة التلاصق الى ترك بعض المقاطع الكروموسوميه المعينة دون تزاوج . ولايتكون بهذه الاجزاء كيازمات ٠ ولكن حيث أن التزاوج يبدأ بصفة عامة فى المناطق السنترومبرية أو عند نهايات الكروموسومات ويسير بطريقة المشبك اللاحم

أو المنزلق على مدى ذراعي كل كروموسوم ، فان الامتداد المنطقى لهذه النظرية الفرضية يعنى : (١) ان الكروموسومات الطويلة التى توجد مع كروموسومات أقصر منها فى نفس النواة تبدى درجة من التلاصق أقل تكاملا من الأخيرة و (٢) أنه فى حالة حدوث تحديد لمواضع الكيازمات ، فانه لابد وأن يكون فى جوار السنترومير أو الأطراف • ويتبين من استعراض المراجع أن كلتا الحالتين لم تتحقق •

ويوجد فى حشرات معينة من مجموعة نصفية الجناح والهوموبترا عدة طرز مختلفة لتلاصق الكروموسومات • ففى الريتيدولوميا سنيليس يكون الكروموسومان X و Y اتحادا طرفيا للنهايات اليوكروماتينية فى الدور التشتتى عندما تكون الكروموسومات شديدة التكاثف (شكل٧ــ٧) ، وهذا التلاصق قصير الفترة ولا يشمل حدوث أى عبور لكنه يدل على وجود قوة جاذبية معينة لا تقل فى نوعيتها عن التى تعمل فى طراز التلاصق الذى تشيع مشاهدته بصفة عامة خلال فترتى الدورين التزاوجى والضام • وقد سبق أن أطلق ويلسون (١٩٢٥) على هذا الطراز من التزاوج الاصطلاح «اللمس ثم الانفصال» • وفى اديسا ايروراتا لا يقع هذا الطراز من التزاوج بين الكروموسومين X و Y الا فى الانقسام الثانى للخلايا الأمية للاسبرمات (شريدر ١٩٤١) • وتعرض نفس الحشرة تلاصقا غير نظيرى بين مقاطع هتروكروماتينية يستمر الى الدور التشتتى المتأخر • ولكن من المحتمل أن تكون علاقة هذه الظاهرة بعدم نوعية ولزوجة الهتروكروماتين أكثر من علاقتها بأية خاصية أخرى لقوى التلاصق •

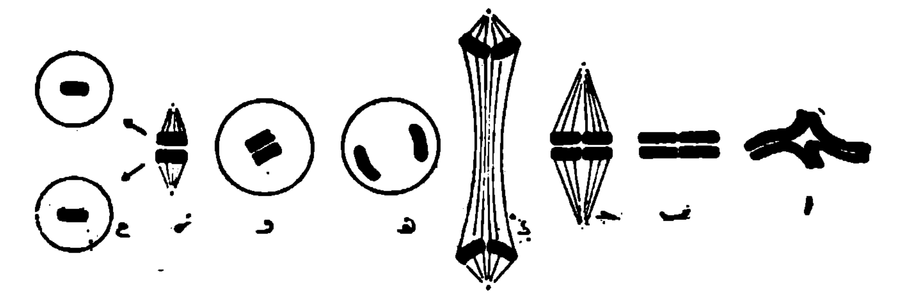
وقد وصف هيوز ــ شريدر (١٩٤٠ ، ١٩٤٢) طرازا ثالثا من تغيرات السلوك التلاصقى فى اللافيلاتنيكينا ، حيث تكون كروماتيدتا الكروموسوم X منفصلتين تماما الواحدة منهما عن الأخرى فى الانقسام الأول للعملية الميوزية ، ويعاد تلاصقهما فى الدور البينى وتسلكان كوحدة فى الانقسام الثانى (شكل ٧ ــ ٨) • وعند فحص الحالات التى وصفناها ، على ضوء ما يعرف بصفة عامة عن التلاصق ، فانها تعتبر طرزا شاذة • ولكنها قدمت هنا لأن السلوك الذى تعرضه يعتمد دون شك على عمل نوع ما من قوى الجذب • ولكننا فى الوقت الحاضر مازلنا غير متأكدين من تناظر هذه القوة مع القوة التى تعمل أثناء الدور التزاوجى العادى • وبالرغم من أن التلاصق يعتبر من خصائص العملية الميوزية ، فانه يوجد في طرز أخرى من الخلايا • فالتزاوج



شكل ٧ ــ ٧ : تزاوج وانفصال كروموسومات الجنس فى الحشرة نصفية الجناح ريتيدولوميا سينيليس • (١) و (٢) الدور التشتتى : الكروموسومات تتزاوج طرفيا (اللمس ثم الانفصال) عند النهايات اليوكروماتينية ، بينما لم يتم تماما بعد التكثف فى النهايات الهتروكروماتينية • الكروموسوم X الى اليمين والكروموسوم Y الى اليسار • (من ٣ الى ٥) حركة الكروموسومات فى اتجاه القطب تقودها النهايات الهتروكروماتينية : (٦) الكروموسومان X و Y يقتربان أحدهما من الآخر لاتمام عملية التوجيه للانقسام الثانى • (٧) و (٨) حركة الكروموسومين X و Y فى اتجاه القطب ، لاحظ الآن أن النهايات الهتروكروماتينية متصلة طرفيا ، وأن النهايات اليوكروماتينية هى التى تقودهما الى القطبين • الاوتوسومات مبينة بخطوط على حدودها الخارجية •

الميتوزى قاعدة فى أنواع الدروسوفلا (متز ١٩١٦) فكثيرا ما نجد الكروموسومات النظيرة يلتف الواحد منها بالآخر وقد تعرض أحيانا تشكيلات



شكل ٧ ــ ٨ الطراز الكوكسيدى للانقسام • (أ) و (ب) وحدة تزاوجية ثنائية فى الدور التشتتى وتظهر الكروماتيدات منفصلة تماما كل منهما عن الأخرى على الرغم من تزاوج الكروموسومين طرفا لطرف • (جـ) الدور الاستوائى الاول ويظهر التوجيه المستقل لكل كروموسوم قبيل الانفصال الاستوائى • (د) الدور الانفصالى الأول • (هـ) كروماتيدات منفصلة فى الدور البينى (و) تزاوج ثانوى عن طريق التوازى للكروماتيدتين اللتين سبق انفصالهما • (ز) الدورالاستوائى الثانى • (ح) نهاية الانقسام الثانى •

شبيهة بالكيازما (كوبر ١٩٤٩) . وهذا بالطبع يهيىء تفسيرا للعبـــور الميتوزى (الجسمى) الذى وجد أنه يحدث فى هذا الكائن .

ويصل التزاوج الميتوزى الى أقصى مداه من التعبير فى العـــلاقات التزاوجية الوثيقة التى تعرضها كروموسومات الغدد اللعابية . فيتلاصق كل شريط بالشريط المناظر له . وهذا ما يؤكد الحقيقة بأن التزاوج ليس ظاهرة تحكم تزاوج الكروموسومات الكاملة كوحدات وانما هو عملية تجمـع الوحدات المتناظرة معا . ويبدو أن هذه الوحدة لا تزيد فى كروموسومات الغدد اللعابية على شريط واحد . ولا يعرف حجم لوحـــدة التـزاوج فى الكروموسوم الميوزى . وللآن ، ليس لدينا ما يبرر القول عن يقين بأن التزاوج يتم بين الجين والجين النظير . غير أن دراسة الكروموسومات الخليطة لتغيرات تركيبية شاذة قد أكدت أن وحدات التزاوج هى أجزاء من الكروموسومات وليست الكروموسومات الكاملة .

وتشير دقة التزاوج الى وجود قوات للجذب خارقة فى نوعيتها . فباسـتثناء التـزاوج غير النـوعى الخاص بالهتروكروماتين كمـا فى المجمع الهتروكروماتينى فى الدروسوفلا مثلا ، تظهر هـذه النوعيـة بوضوح من التزاوج الميوزى والميتوزى والتلاصق فى كروموسومات الغدد اللعابية ومن السلوك المعروف «باللمس ثم الانفصال» فى كروموسومات معينة فى الحشرات .

وعند بحث أى فرض نظرى يتصل بالأساس الفيزيائى الكيميـــائى للتلاصق يجب ألا يغيب عن بالنا أن نذكر بيانات خاصة بمشاهدات معينة يتحتم تفسيرها وقد قدم فابرجى (١٩٤٢) هذه المشاهدات على الوجه التالى : (١) أن النظيرين اللذين قد يكون أحدهما بعيدا عن الآخـر فى النواة ، ينتهى بهما الأمـر الى أن يتلاصقا جنبـا الى جنب (أو طرفا الى طـرف كمـا فى الريتيدولوميا) . (٢) أن هـذا التلاقى قد يكون مثنى مثنى كما فى حالـة كروموسومات الدور الضام أو ثلاث ثلاث كما فى خلايا الغدد اللعابية فى الدروسوفلا الثلاثية المجموعات . (٣) أنه قد يكون خارقا فى نوعيته كما فى تزاوج الشريط بالشريط فى كروموسـومات الغـدد اللعابية وكمـا فى تزاوج الكروموميرة بالكروموميرة فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى الذرة أو الخلايا البيضية الأمية فى الضفدعة ، أو غير نوعية كما فى الهتروكروماتين فى الدروسوفلا أو الكروموسومات غير المتزاوجة فى الذرة . (٤) أن التلاصق

فى الخلايا الميوزية ، يبدأ فى الدور التزاوجى ويتم فى الدور الضام ويزول فى الدور الانفراجى ولكنه مع ذلك يحدث فى الدور التشتتى أو الدور البينى •

والسؤال الآن هل لا يوجد الاميكانزم واحد يمكن أن يفسر كل هذه الحقائق المذكورة أعلاه ؟ أى ميكانزم واحد يعمل بأشكال مختلفة تحت الظروف المتباينة ، أو أن هناك عدة ميكانزمات مختلفة • وليس فى الاستطاعة حاليا اعطاء جواب لذلك • ولكن مع هذا قد نتمكن من استخلاص بعض الاستنتاجات المعينة فيما يتعلق بالعوامل المتحكمة •

فاذا اعتبرنا الآن أن التزاوج من طراز « اللمس ثم الانفصال » هو طراز من التزاوج خاص فى نفسه ، من حيث أنه يشمل تلاقى كروموسومات مكثفة ، يتضح أن استطالة الكروموسومات مما يساعد العملية ، فنجد أن طولها فى الدور التزاوجى أطول منه فى الدور التمهيدى الميتوزى (مانتون ١٩٣٩) ، وأن التلاصق فى خلايا الغدد اللعابية يقع بعد بدء الكروموسومات فى الاستطالة • غير أن التزاوج فى الخلايا الجسمية للدروسوفلا يوضح لنا أن الاستطالة الزائدة لا تهيىء لنا الحل المطلق ، حيث ان الكروموسومات فى هذه الخلايا لايبدو أنها أكثر استطالة عن الكروموسومات الموجودة فى الخلايا الجسمية للكائنات الأخرى حيث لا يعرف فيها هذا النوع من التزاوج (التزاوج فى الخلايا الجسمية) •

وفيما عدا الاستطالة نجد أن العوامل التى قد يكون لها أدوار حاكمة هى الانفصال المكانى للكروموسومات فى البداية والفترة الزمنية للتزاوج وحجم وحدة التزاوج • ومن الصعب تحديد المسافة التى يقطعها كروموسومان نظيران فى الخلية الحية حتى يتلاقيا • ولكنها لابد أن تكون فى حدود ميكرونات أكثر منها فى حدود وحدات دون نطاق المجهر • وهذا لا يشكل صعوبات لا يمكن تخطيها ، حيث قد يهيىء التلاقى العشوائى للنظيرين نقطة التماس الابتدائية ، ومن ثم يستمر توقيع التلاصق فى كلا الاتجاهين بحالة تشبه الطريقة التى يعمل بها المشبك الانزلاقى • كما قد تتهيأ الأسطح الضرورية للتماس الابتدائى بسهولة بسبب التقارب الشديد للسنترومرات النظيرة نتيجة لتوجيهها فى الدور النهائى أو لتقارب الأطراف النهائية بسبب الاستقطاب •

وقد أعتبر دارلنجتون (١٩٤٠) وفرانكل ودارلنجتون ولاكور (١٩٤٠) أن طول فترة التزاوج عامل هام في التزاوج · ولكن حيث ان استخلاصاتهم مستمدة من توزيع الكيازمات في الدور الاستوائى وليست من تشـــكيلات التزاوج ، وحيث أنه ، فيما عدا ، الهجن التركيبية نجد أن التزاوج الكامل هو القاعدة فان أهمية وقت التزاوج كعامل محدد في تقرير درجة التزاوج أمر مشكوك فيه ·

ويعرض أمر تقرير حجم وحدة التزاوج صعوبات ،حيث ان هذه الوحدة قد تكون الكروموميرة أو الشريط أو الجين · ولكن ، كما آكد فابُـرجى ، يجب ادراك أن التزاوج النشيط في الدور التزاوجى قد تحكمـه وحـدات أو قوى في مستوى كمى مختلف عن تلك التي تحكم التزاوج الثابت في الدور الضام · الا أن دراسات الهجن التركيبية تدل على أن وحدات التــــزاوج صغيرة ومع ذلك فمن الممكن أن تكون آكبر حجما من الجين ·

ولقد قدمت عدة فروض نظرية لتفسير التلاصق كظاهرة خلوية · فقد افترض دارلنجتون (١٩٣٧) أن الكروموسومات تكون مزدوجة الخيط فى جميع الأوقات فيما عدا الفترة من الدور الانفصالى الى الدور التمهيدى التالى· ففى الانقسام الميتوزى يتحقق هذا الشرط بدخول الكروموســـومات الدور التمهيدى وهى مزدوجة الخيط فعلا ، غير أنه يفترض أن الكروموسومات في الانقسام الميوزى تدخل فى الدور التمهيدى وهى فردية الخيط · ونتيجة لذلك فانها تكون فى حالة عدم اكتفاء أو عدم تشبع من الوجهة الكهربية الاستاتيكية · ولابد من تزاوجها نظيريا لكى تصبح متشبعة · وفى الدور الضام المتأخر · حين تصبح الكروموسومات مزدوجة الخيط ، يقع تحول فى حالة الاكتفاء فبدلا من أن يكون بين الكروموسومين النظيرين يصبح بين الكروماتيدتين الشقيقتين فينفرج كل كروموسوم عن نظيره ويبدأ نتيجة لذلك الدور الانفراجى ·

وتكون هذه الفروض الأساس « لنظرية دارلنجتون الخاصة بالتبكير فى الانقسام الميوزى » أى أن الكروموسومات تدخل الدور التمهيدى وهى فى حالة مبكرة أى انها لم تكن قد تضاعفت · وبالرغم من جمال منطق هـذه النظرية فى تفسيرها سطحيا المتضمنات الوراثية للانقسام الميوزى ، فانها لا تتفق مع الحقائق السيتولوجية التى تتصل بالتركيب البنائى للكروموسومات

اى مع الازدواج الخيطى للكروموسومات فى الدور القلادى قبيل التزاوج • وكما قرر هسكنز (١٩٣٧) ، فانه ليس من الضرورى أن يكون هناك تماثل بين الوحدتين الفسيولوجية والمورفولوجية • وأن أقسام الكروموسوم التى يمكن أن نتصور أنها قد تصل الى مئات الفتيلات ، التى يحوى كل منها جميع الطاقات الوراثية الكامنة للكروموسوم الكامل ، قد لا يكون لها شأن كبير مع أى من التلاصق أو الوقت الذى يتبين فيه ازدواج الخيوط •

وقد بحث ساكس وساكس (١٩٣٥) وبيسلى (١٩٣٨) الانقسام الميوزى والسلوك التلاصقى من وجهة نظر حدوث تثبيط فى النشاط الحلوى • وبعبارة أخرى ، أن الانقسام الميوزى عملية بها فسحة من الوقت فيتسع عن الانقسام الميتوزى ، وانه بهذه الطريقة تتاح الفرصة للكروموسومات أن تفقد حلزنتها الأثرية قبل بدئها الحلزنة الميوزية الجديدة • وقد افترض ساكس وساكس وجود تجاذب بين الكروموسومات النظيرة فى جميع الأوقات• وهو تجاذب يمنع حالة الحلزنة ، التى توجد بين الكروموسومات النظيرة من باكورة الدور التمهيدى ، ظهوره فى الانقسام الميتوزى • كما أن خلو الكروموسومات من الحلزنة تماما فى الدور القلادى يهيىء أقصى اتساع لسطح التزاوج ويجعل التلاصق ممكنا • ولكن الدراسات الأخرى فى الترادسكانتيا والنطاط تدل على أن الحالة المحلزنة للكرومونيمات ليست عائقا للتلاصق • ومع قبول بيسلى لفرض تجاذب الكروموسومات النظيرة فى جميع الأوقات فقد تصور أن لكل من ، الزيادة الكبيرة فى حجم النويات الميوزية ، والنقص فى لزوجة السائل النووى ، والفترة الطويلة نسبيا التى يستغرقها الدور التمهيدى ، دوره فى التحكم فى عملية التلاصق • وفى كلا الفرضين ، لم تبذل أية محاولة لتفسير الأساس الفيزيائى لتجاذب الأجزاء النظيرة •

وقد قام فابرجى (١٩٤٢) ببحث موضوع التجاذب التلاصقى من الوجهة النظرية وقد خرج بنفس الاستخلاص الذى وصل اليه قبل ذلك لام (١٩٠٧) • على أنه من الممكن تفسيره طبقا للقوانين الفيزيائية المعروفة •وقد استبعدت تفسيرات الشحن الكهربية الاستاتيكية على أساس أنه فى ثلاثيات ورباعيات المجموعة يمكن لأى اثنين من الكروموسومات الثلاثة او الأربعة النظيرة الموجودة التزاوج عن طريق الملاصقه ، وبهذا ينتفى امكان وجود كروموسومات ذات شحنات سالبة وأخرى ذات شحنات موجبة تجذب احداها

الأخرى • وكما ذكر سابقا ، يمكن التفرقة بين التلاصق فى الدور التزاوجى على أنه فى حالة عدم تشبع ، والتلاصق فى الدور الضام على انه فى حالة تشبع • وهكذا يعتبر فابرجى أنه اذا وجد نظيران أو أكثر فانه من الممكن تقاربها جميعا فى الدور التزاوجى ، غير أنه فى الدور الضام لا يظهر الا تزاوج من طراز مثنى مثنى حتى ولو كانت الخلية عديدة المجموعات • وعلى ذلك يجب أن تكون القوى اللازمة لتجميع الكروموسومات النظيرة فى الدور التزاوجى من النوع البعيد المدى التى تعمل على مسافة بضعة ميكرونات فى حين لا تعمل القوى اللازمة لاحداث الحالة التشبعية فى الدور الضام الا على مسافات صغيرة • وبمجرد حدوث التماس الابتدائى يتم بسهولة انتظام الكروموسومين فى عملية التلاصق بفعل انزلاقى • وأيضا حيث أن الاتحاد مثنى مثنى يضفى حالة التشبع فان الاتحاد ثلاث ثلاث أو أعلى من ذلك لايكون ممكنا حتى فى الخلايا عديدة المجموعة •

والظاهرة التى افترضها فابرجى ولام لتحقيق التماس الابتدائى هى قاعدة هيدروديناميكية تعرف بتأثير جويو ـ بجركنيس ، وهى تشمل قوى بعيدة مدى التأثير وتستند الى الاعتبارات الآتية : أن جميع الانظمة الجزيئية فى حالة حركة ، ولكل نظام منها تردد للذبذبة خاص به • فاذا كان تردد الذبذبة لنظامين أو أكثر واحدا فى نفس البيئة السائله ومتوافقة الطور ، فان كلا منها يجذب الآخر ، وتتناسب قوة الجذب المتولدة بين الأنظمة عكسيا مع مربع المسافة بينها • واذا كانت الذبذبات متباينة الطور فان الأنظمة تتنافر • أما اذا كانت الأنظمة مختلفة فى تردد الذبذبة فلا يكون لأحدها تأثير على الآخر • وفى الوقت الذى تستند فيه هذه القواعد الهيدروديناميكية ، بصفة عامة ، الى قواعد ثابتة فان تطبيقها على وحدات التزاوج فى الكروموسوم معضلة فى حد ذاته • فالوحدات التزاوجية ، مهما كانت أبعادها هى ، دون شك ، أنظمة جزيئية • وبينما تهيىء ترددات الذبذبة وسيلة فرضية لتحقيق التماس الابتدائى ـ وهو تماس يمكن بسهولة تحقيقه عن طريق المصادفة ـ فان السؤال الخاص بكيفية توفير كروموسومات الدور الضام لحالة تزاوج متشبعة يبقى دون اجابة •

وقد قدم فرضان نظريان آخران ، الأول لدلبروك (١٩٤١) الذى اعتبر أنه من المستحيل ماديا أن يكون للقوى البعيدة دخل فى التلاصق فاخذ يبحث عن تفسير له فى العمليات الخاصة بتكاثر الكروموسوم • وينص

فرض دلبروك باختصار على « أن التزاوج هـو اتحـاد للوحدات التى لها القدرة على التكاثر الذاتى داخل الكروموسوم ، ويربطها الاختزال الكيميائى لكل زوج متزاوج من الروابط الببتيدية بحيث يمكن أن تتكون الرابطـة الترددية بين كل زوج ٠ » وقد افترضت الرابطة الترددية كخطوة وسطية فى تخليق الروابـط الببتيدية الجـديدة أثنـاء تخليق عـديد الببتيدات وتكون القوة الخاصة بالتزاوج نوعية موضعيا وتسمح باتحاد الوحدات فى أزواج ٠ ومع وقوع تغير فى الحالة التأكسدية الاختزالية داخل النواة يقف التزاوج فى نفس الوقت الذى يتم فيه تخليق النظير الجديد (الكروماتيدة) ٠ ويؤدى ذلك الى حدوث تنافر كما تشهد بذلك تشكيلات الدور الانفراجى ٠ ومن الصعب اثبات هذه النظرية كيميائيا حيث انها تتصل بالكروموسومات ، كما أنها لا تتفق ، سيتولوجيا ، مع الفكرة بأن الكروموسوم فى الدورالقلادى منقسم فعلا ٠

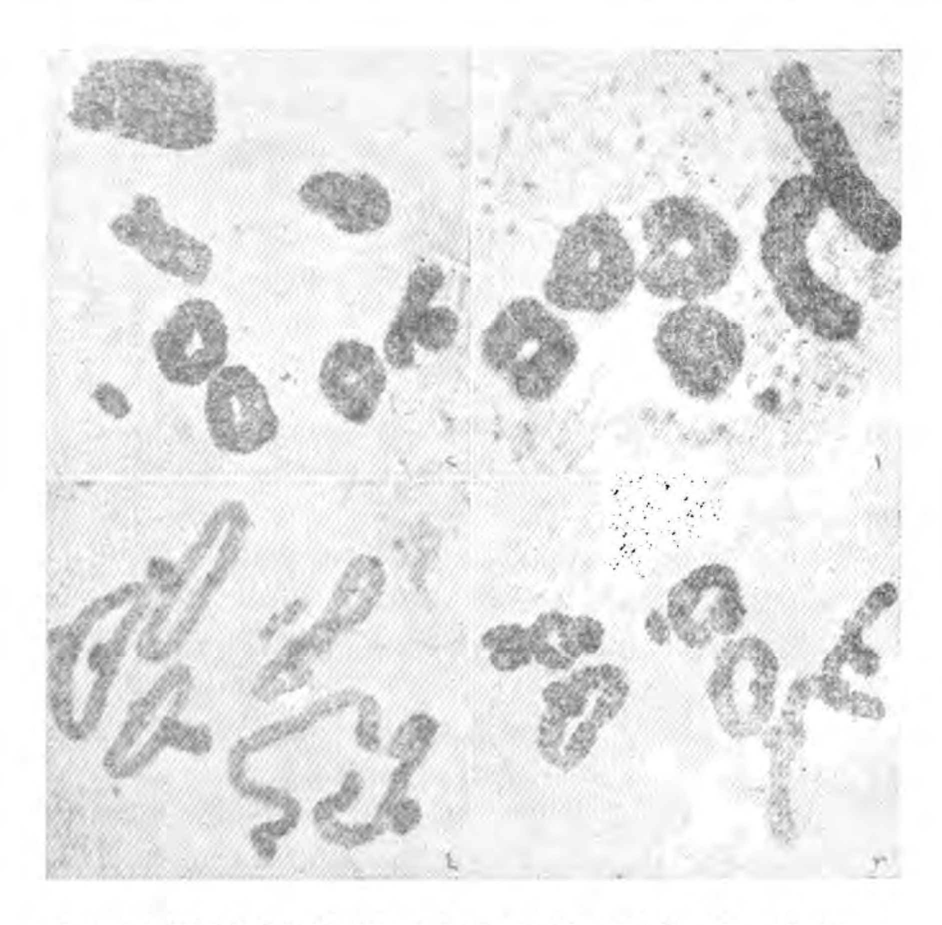
وعلى أساس تفاعلات الانتيجين مع الأجسام المضادة عن طريق رقائق جزيئية من سمك معروف فقد فرض وجود قوى بعيدة المدى يمكنها العمل فى تزاوج الكروموسومات ٠ وقد استخدم هنتون (١٩٤٥) هذه الفكرة فى تفسير التزاوج فى الخلايا الجسمية فى الدروسوفلا ، ولكن قدم كوبر أدلة تضع بيانات هنتون موضع الشك ٠ ويبدو ظاهريا أن تزاوج الكروموسومات يماثل تفاعل الانتيجين مع الجسم المضاد ، غير أننا نعرف من الوجهـة الكيميائية ، أن الانتيجين والجسم المضاد الخاص به مختلفان تركيبيا ،فى حين أن الكروموسومات النظيرة ــ فى حدود المعروف للآن ــ متماثلة التركيب ومع ذلك فمن الممكن أن تكون العلاقة التزاوجية من الطراز « الوجه تجـاه الظهر » ٠

وواضح بكل جلاء أن موضوع التلاصق لغز لايزال فى انتظار الحل المقنع ، وبكل تأكيد أن «القوة الجاذبة» التى تجمع الكروموسومات النظيرة مجرد فرض ولا يمكن حاليا معالجة هذا الموضوع تجريبيا ٠

الانزلاق الطرفى للكيازمات

الكيازمات ، وهى أول ما ترى فى الدور الانفراجى عندما تنفـرج أجزاء كل كروموسومين نظيرين بعضها عن بعض ، لا تبقى ، مع تقدم الدور

التمهيدى الميوزى ، ثابتة دائما فى مكانها • وقد أطلق دارلنجتون اســم « الانزلاق الطرفى » على هذه الحركة التى تختلف فى درجتها فى الكائنات المختلفة •



شكل ٧ ــ ٩ : خلايا امية للأبواغ الصغيرة في ترادسكانتيا كاناليكيولاتا تبين درجات مختلفة من الحلزنة والانزلاق الطرفى للكيازمات • (١) من نبات مزروع بالحقل • (٢) فى درجة حرارة ٢٧° مئوية • (٣) فى درجة حرارة ٣٣° مئوية (٤) فى درجة حرارة ٤٠° مئوية • نظام الحلزنة فى درجة حرارة ٤٠° مئوية يتباين الى درجة كبيرة ، فاما أن توجد كروموسومات قصيرة جدا أو طويلة جدا (أنظر جدول ٧ ــ ٣) ، ولكن على وجه عام كلما زاد عــدد حلقات الحلزنة قلت درجة تمام الانزلاق الطرفى •

وتبعا لدرجة الانزلاق الذى يحدث بين الدورين الانفراجى والاستوائى

قد يكون التغير فى موضع الكيازمات مصحوبا أو غير مصحوب بتغير فى معدل الكيازمات للخلية الواحدة أو الوحدة الثنائية الواحدة (شكل ٧ ــ ٩) • ففى الكامبانيولا برسيسيفوليا ، يتحقق الانزلاق الطرفى التام مع حلول الدور الاستوائى (شكل ٣ ــ ١٦) ، حيث أن جميع الكيازمات التى تكونت أولا فى مواضع وسطية تنتهى بأن تقع عند الأطراف النهائية للكروموسومات (جيردنر ودارلنجتون ١٩٣١) . ويحدث أيضا نقص فى عدد الكيازمات • وكذلك فى الانيمون لا يقتصر الانزلاق الفائق الى الأطراف على تحريك جميع الكيازمات الى مواضع طرفية بل يخفض عددها أيضا (موفيت ١٩٣٢) • والكائنات ذات الكروموسومات الكبيرة مثل الفريتيلاريا امبرياليس (ليلى) أو الاستينوبوثراس باراليلاس (النطاط) لا تتحرك الكيازمات الا قليلا أو لا تتحرك بتاتا •

وباجراء تحليل للعملية ، تبين أن الانزلاق يسير الى الناحية القصوى أى الى نهايات الأذرع الكروموسوميه بعيدا عن السنترومير • وهو أيضا بالنسبة للوحدة الطولية من الكروموسوم أكبر فى الوحدات الثنائية الصغيرة منه فى الوحدات الكبيرة • وقد يكون هناك حركة مبدئية الى ناحية السنترومير ، وهى حركة لا يصعب اكتشافها فقط بل ، غالبا ، سرعان ما تقف قبل أن تتمكن الكيازمات من التراكم فى منطقة السنترومير • ويمكن بكل سهولة حساب مقدار الحركة عن طريق تعيين معامل الانزلاق ، الذى يعرف على أنه نسبة الكيازمات التى تم انزلاقها الى الطرف فى أى وقت من الأوقات أو فى أى دور من الأدوار •

وعند بحث أشكال الوحدات الثنائية نجد أننا فى حاجة الى تفسير لميكانيكيات العملية من حيث القوى التى تؤثر على الكروموسومات النظيرة والمنبعثة من داخلها • والواقع أن الأقواس المتجاورة التى تكونها الكيازمات المتتابعة تكون متعامدة الواحدة منها على الأخرى ، الى جانب أن حدوث شد أو استطالة للكروموسومات عند منطقة السنترومير دليل على وجود قوى توترية تعمل أثناء الانزلاق • وقد قدمت ثلاث ميكانزمات لتفسير عملية الانزلاق الطرفى على أساس (١) قوى كهربية استاتيكية (دارلنجتون ودارك ١٩٣٢) • (٢) توتر ناشىء من حلزنة الكروموسومات (سوانسون ١٩٤٢ ب) • (٣) تنافر كروموسومى رجوعى (استرجرن ١٩٤٣) •

وطبقا لنظرية دارلنجتون الفرضية (الكهربية الاستاتيكية) تحكم

حركة انزلاق الكيازمات الى الاطراف قوتان ، الأولى منهما وهى أشدهما فاعلية تنافر موضعه محدد فى السنترومير • وثانيتهما تنافر عام يتوزع بالتساوى على سطح الكروموسوم ، ويكون اتجاه محصلة حركة الكيازمات نحو الاطراف بسبب التنافر الأكبر الموجود بين كل سنتروميرين مما يسمح لكل من الكيازمات المتجاورة أن تتسع وتكسب على حساب جارتها المستطرفة الى أن تتحقق حالة توازن بين الأقواس المتتابعة أو الى أن تنزلق جميع الكيازمات تماما الى الأطراف • وهكذا نرى أن درجة الانزلاق هى تعبير مرئى لفاعلية هـذه القوى التى تؤثر فى الكروموسومات طوال المدة من الدور التميهيدى التى تلى تكوين الكيازمات • ، بالاضافة الى عدد الكيازمات ودرجة تقلص الكروموسومات تعين هاتان القوتان أيضا أشكال الوحدات التزاوجية الثنائيه أثناء الدورين التميهدى والاستوائى •

ويستند الفرض بوجود هاتين القوتين الى عدد من المشاهدات والاعتبارات ، فالاستطاله التى يعرضها الجزء من الوحدة الثنائية المحصور بين السنترومير وأقرب كيازمتين له فى الدور الاستوائى يدل على وجود قوة تنافرية تدفع السنتروميرين بعضهما عن بعض • وتبعا لرأى دارلنجتون فان هذه القوة نتيجة الشحنة الكهربية المتماثلة التى تحملها كل من السنتروميرين وحيث أن الشحنات المتماثلة العلامة تتنافر فان السنتروميرات تتبع نفس السلوك •

ولا يخلو من الزلل مثل هذا التعليل المأخوذ بطريق التناظر ومن الممكن ابداء بعض النقد ، فبالرغم من أن الانزلاق الطرفى يجرى فيما بين الدورين الانفراجى والاستوائى فان استطالة المناطق السنتروميرية لا تحدث فى معظم الكائنات الا أثناء الدورين الاستوائى والانفصالى المبكر وفقط عندما تتصل الوحدات الثنائية بالمغزل • وهذا مما يشكك فى وجود قوى فى السنترومير • وربما لا يعدو أن تكون الاستطالة مجرد انعكاس لوجود اتصال بين السنتروميرات والمناطق القطبية يعتمد على عنصر مغزلى يعمل كوسيط للحركة • ومن ناحية أخرى يظهر أنه يوجد فى ذكور بعض المانتيدات(هوايت ١٩٤١ وهيوز ـ شريدر ١٩٤٣ أ) وكذلك فى ذكر الميلوفاجاس من ذات الجناحين (كوبر ١٩٤١) ، نوع من التحكم الذاتى للتنافر السنتروميرى ، ولكن لا تتكون كيازمات فى هاتين الحالتين ، وهكذا يبقى موضوع تأثير التنافر المحدد الموضع على عملية الانزلاق الطرفى أمرا مفتوحا للنقاش •

ومن الأمور التى تذكر كأدلة تؤيد وجود تنافر عام موزع على جسم الكروموسوم ، الشكل الحلقى الذى تتخذه الأقواس بين الكيازمات المتجاورة ، والحقيقة أن الانزلاق الطرفى أشد فاعلية فى الوحدات الثنائية المقفلة الأقواس منه فى الوحدات التى تحوى كيازما واحدة فى احدى الذراعين فقط ، وافتراض وجود شحنة سطحية على الكروموسومات ، مما يشبه الشحنة التى تتميز بها المتحللات الكهربية الحمقلية (الحمضية القلوية) (والذى يعتبر البروتين النووى مثلا لها) . وهناك دليل يشكك جديا فىوجودمثل هذهالقوةالتنافرية مستمد من دراسة الانقسام الميوزى فى ذكور المانتيدات ، فقد بين هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ أ) أنه بالرغم من عدم تكوين كيازمات بين الكروموسومات النظيرة فانها تبقى فى حالة تواز مما لا يشابه بأى حال حالة وجود تنافـر بين أذرع الكروموسومات .

وعلى الرغم من هذه الاعتـراضات على النظرية الفـرضية الكهربيـة الاستاتيكية فقد عم استعمال باحثى السيتولوجيا لها فى تفسير كثير من الظواهر الميوزية حيث انه يمكن بسهولة زيادة أو اقلال الشحنات المفترض وجودها طبقا لما تتطلبه الحالة موضع البحث . وقد أصبح من الواضـح مع ازدياد تجمع المعلومات السيتولوجية ، أنه لا يمكن تطبيق أية نظرية عامة للقوى الكهربية الاستاتيكية كقوى تحكم السلوك الميوزى على النحو الذى كان مفهوما فى بادىء الأمر .

والنظرية الفرضية الخاصة « بالحلزنة » هى محاولة لربط الانزلاق الطرفى بالتوتر الميكانيكى الذى يتولد داخل الكروموسومات ، دون ضرورة اسناد قوى فرضية الى الكروموسومات أو أجزاء الكروموسومات . وكما أشرنا سابقا ، فان دورة الحلزنة الميوزية ظاهرة متدرجة ومستمرة . فحلقات الحلزنة الأولية تكون ضئيلة وعديدة ، ومع تقدم الدور التمهيدى يكون النقص فى عدد الحلقات مصحوبا بزيادة فى قطر الحلقات الفردية . ولذلك فان التدرج يكون من خيط طويل مسدل الحلزنة ليصبح أقصر نسبيا وأشد تصلبـا فرضا . ويتسبب تكوين الحلزنة الصغرى والحلزنة الكبرى كذلك فى زيادة قصر وتصلب الكروموسومات . وتحت مثل هذه الظروف التى يزداد فيهـا التوتر ، فان الكروموسومين النظيرين والمرتبط كل منهما بالآخر ، عن طريق الكيازمات ، يميلان الى البحث عن وضع مكانى يسمح بأحسن توزيع فعلى

للقوة الناشئة عن التوتر على أكبر مساحة ممكنة • وتتحدب للخارج الأجزاء المحصورة بين الكيازمات المتجاورة فى أقواس لتصبح كل منها متعامدة مع جارتها • ومع تقدم العملية يصبح التوتر الناشىء من تكوين الحلزنة أكبر من القوة التى تربط الكروموسومات النظيرة عند مواضع تبادل الكروماتيدات ، فتنزلق الكيازما على مدى الكروموسوم نحو الطرف • ومع أن تصلب النظام الحلــزونى يجب أن يقــل مــع تزايد قطر الأقواس المتقابلة بين الكيازمات المتجاورة الا أن الانزلاق يستمر بمجرد بدئه حيث ان الحلزنة عملية متزايدة ومستمرة • وتسير الحركة نحو الأطراف حيث ان اتجاهها الى الداخل يزيد التوتر بدلا من تخفيفه •

وخلافا للنظرية الفرضية المبنية على الكهربة الاستاتيكية فانه يمكن وضع النظرية الفرضية المبنية على الحلزنة موضع الاختبار عن طريق تغيير درجة الحلزنة ويمكن ذلك عن طريق الحرارة • فعند تعريض ازهارات نبات الترادسكانتيا بالودوزا لدرجة حرارة ٥٤٠ مئوية لمدة ٢٤ ساعة فان درجة الحلزنة كانت متغيرة (شكل ٧ ــ ٢) (جدول ٧ ــ ٣) وقد تكــــون الكروموسومات التى فى الدور الاستوائى فى الخلايا المختلفة من البـــرعم الواحد طويلة مسدلة ذات حلقات عديدة للحلزنة (كروموسومات طويلة ــ ط) أو قصيرة متصلبة (مشدودة) ذات حلقات قليلة (كروموسومات قصيرة ــ ق) • ومع استمرار زيادة الكروموسومات فى القصر يزداد عدد الكيازمات الوسطية التى يتم انزلاقها للأطراف مع احتمال فقد بعضها •

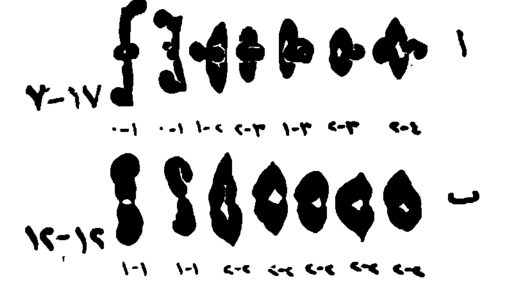
وقد أمكن الحصول على تدعيم اضافى لهذه النظرية الفرضية منطرازين طفريين للكروموسومات • فقد وصف لزلى وفروست (١٩٢٧) طافرا ذا كروموسومات طويلة فى نبات الماتيولا انكانا تفشل فيه الكروموســـومات الميوزية فى الوصول الى الدرجة المعتادة من التقلص وتبقى الكيازمات فى مواضع وسطية وذلك بمقارنتها مع الطراز العادى حيث تكون الكروموسومات قصيرة والكيازمات طرفية • غير أن وصف آبكوت (١٩٣٧) لنبات بسلة الزهور ذات العقم السدائى كشف طرازا طافرا من النوع المضاد تماما (شكل ٧ ــ ١٠) •

جدول ٧ ـ ٣

معدلات حدوث الكيازما فى درجة حرارة ٤٠° مئوية (سوانسون ١٩٤٢ أ) ٠

المعاملة	كيازمات بينية للخلية الواحدة	كيازمات طرفية للخلية الوحدة	العــــدد الكلى للكيـــازمات
المقارنة (٢٢° مئوية)	٤ر١٤	٧ر٣٧	١١ر٥١
٤٠° مئوية (٢٤ ساعة)			
برعم ١ كروموسوم ـ ط	٨ر٤٥	٣ر٢١	١١ر٦٦
برعم ١ كروموسوم ـ ق	١ر٩٦	٧ر٩٢	٩ر٨٨
برعم ٢ كروموسوم ـ ط	٩ر٧٠	٢ر٩٠	١٢ر٦٠
برعم ٢ كروموسوم ـ ق	١ر٣٥	٨ر٦٧	١٠ر٠٢

ففى النبــات العــادى نجــد الكــروموســــومات طويـــلة والكيازمات وسـطيه ٠ أما فى النبات الطافر فالكروموسومات قصـــيرة والكيازمات طرفيــة وتؤثــر الطفــرتان فى كل من الحالتين ، وهما متنحيتا الطبيعة فى عملية الحلزنة والتى بدورها تعين درجة الانزلاق الطرفى ٠



شكل ٧ ـ ١٠ : درجة تمام الانزلاق الطرفى فى نباتات لاثايرس أودوراتوس ٠ (أ) فى نبات عادى ٠ (ب) فى نبات عقيم اللقاح تمثل الأرقام تحت كل وحدة ثنائية العدد الكلى للكيازمات فيها ثم عدد الكيازمات التى تم انزلاقها الى الطرف ٠

غير أنه توجد كائنات كثيرة تعرض تقلصا شديدا للكروموسومات مع قليل من الانزلاق أو عدم حدوث شىء منه للكيازمات ٠ ويلزم فرض أن الانزلاق لا يبدأ الا بعد توافر درجة معينة من التصلب والتوتر فى الكروموسومات المتزاوجة ٠ ولذلك فان مدخلا معينا من القوة يتحتم توافره قبل أن تبدأ الكيازما فى التحرك ٠ ومن المهم أن نشير الى أنه فى الكائنات ذات الكروموسومات الكبيرة والتى لا يصـل تقلص الكروموسومات فيها الى درجه كبيرة كمــا هى الحـال فى الليليوم والتوليب والفريتيلاريا لا يحدث انزلاق فى حين نجد الكروموسومات فى

النباتات مثل الكامبانيولا والبرميولا سيننسز والماتيولا انكانا العادية قصيرة ومندمجة ونجد الانزلاق فيها تاما ٠

وقد تناول استرجرن (١٩٤٣) تفسير موضوع انزلاق الكيازما على أساس وجهة النظر المبنية على التنافر الرجوعى للكروموسومات ٠ ويعنى بهذا أن جميع الأجسام التى لها شكل محدود (كالنظيرين المتزاوجين المرتبطين بالكيازمات) تقاوم أى تغير يميل الى تعديل أشكالهـــا ٠ وعلى ذلك فان الكيازما ، عن طريق قوتها الرابطة ترغم الكروموسومات على تغيير شكلها وبذلك تنشأ مقاومة أو تنافر عند نقط التبادل واذا بلغ هذا التنافر درجة كافية من القوة ، فانه يميل الى طرد الكيازمات للاطراف حيث ان تخفيف التوتر لا يتأتى الا عن طريق هذا الاتجاه ٠ ويقترح استرجرن ، دون أن يذكر صراحة ، أن حلزنة الكروموسومات عامل فى تعيين درجة المقاومة عند نقط تكوين الكيازمات ٠

التحركات الأخرى السابقة للدور الانفصالى

بالاضافة الى التحركات الكروموسومية التى وصفناها توجد حركات أخرى متنوعة تحدث داخل الخلية تسهم فى تكوين منظم للصفيحة الاستوائية، والصفيحة الاستوائية من المستلزمات الضرورية لتحقيق عرض الدور الانفصالى الذى لا يقل نظاما ٠

وقد ذكر شريدر (١٩٤٧ ، ١٩٥٣) عند تلخيصه وتجميعه للبيانات المتصلة بهذا الموضوع أنه يجب عند اجراء تحليل لميكانيكيات الدور الاستوائى أن ندخل فى الاعتبار وجود مركزين عاملين للقـوة ٠ أولهما يتركـز عنـد القطبين أو المركزين ويتزايد تأثيره باستمرار من الدور البينى الى الدور الاستوائى مع تقدم الانقسام الخلوى ٠ والآخـر يقبع فى الكروموسومات . ويتزايد تجاوبه مع التأثيرات الصادرة من القطبين خلال نفس الفترة من الدور التمهيدى ٠ وتحت ظروف معينة ، قد تتركز القوة الكروموسـومية بشدة فى السنترومیرات ، وتحت ظروف أخرى قد تشمل بكل وضوح أطراف الكروموسومات فقط أو الكروموسوم أو الكروموسامات بأكملها ٠

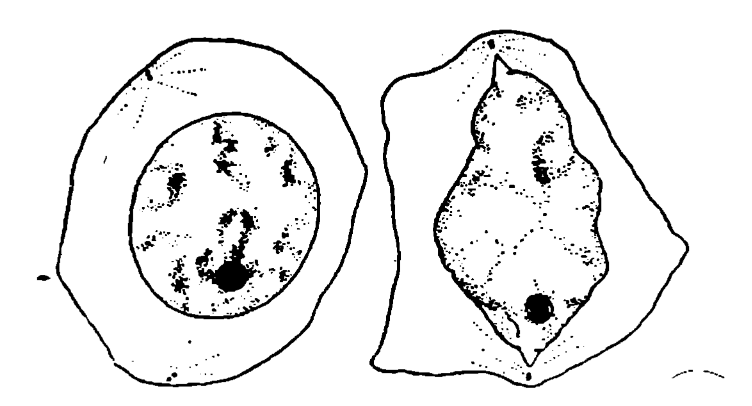
ومن الواضح أنه يمكن القيام بتحليل من هذا النوع فقط فى الكائنات التى تتمتع خلاياها بمغزل ومركزين قطبيين محـدودين • وأن عدم وجود قطب مرئى محدد مورفولوجيا فى النباتات الراقية يعوق اجراء دراسة دقيقة كالتى يمكن القيام بها فى كثير من الأنواع الحيوانية • ولكن حيث أن الخصائص الأسـاسية للانقسامين الميتـوزى والميـوزى متماثلة فى المملكتـين النباتية والحيوانية فليس من غير المعقول أن نفترض أن الميكانزمات الأساسية تتماثل على نفس النحو وذلك على الرغم من احتمال عدم التمكن من ادراك بعض المكونات المعينة مجهريا أو غيابها تماما من الخلايا •

وتكشف القوى القطبية والكروموسومية عن نفسها عن طريق التجاوب الذى تعرضه ثلاثة مكونات : النواة والكروموسومات والمغزل • ويبلغ انتظام وترتيب الانقسام الخلوى فى معظم الكائنات درجة من الدقة تجعل من العسير اكتشاف العوامل التى تحكم التحركات داخل الخلية • ولذلك سـنوجه الاهتمام الى الصور التى تبدو غير عادية حيث تسمح المغالاة فى أحد مكونات الانقسام الخلوى بحث دوره فى التحركات فى الخلية العادية •

وأول ما يتبين تجاوب النواة مع القوى القطبية وذلك فى الدورالتشتتى عندما تصل الكروموسومات الى أقصى درجات تقلصها • ففى البراكيستتيس وهى حشرة بنتاتوميدية ، تنتقل النواة فى البداية من مكان مركزى فى الخلية الى نقطة قريبة من أحد السنتريولين الذى يكون موضعه أقرب الى حافة الخلية منه الى الغشاء النووى ، وتحدث معاشرة استطالة ظاهرة للنواة • وعندما يتم استقطاب النواة ، ويتلامس طرفا النواة ، اللذان اصبحا مدببين ، مع مركزى القطبين فان الغشاء النووى يتفكك ويبدأ تكوين المغـزل • وقد تكون الخلية فى هذا الوقت مفلطحة بوضوح عند منطقتى القطبين مما يدل على أن المركزين القطبيين قد ثبتا تماما الى الغشاء الخلوى بمجرد وصولهمـا الى موضعيهما النهائيين •

ويستدل على أن التجاوب مع القوى القطبية يشمل الغشاء النووى فقط من الحقيقة بأن الكروموسومات لا تعرض أى تغير خاص فى مواضـعها خلال هذا الوقت • وفى لوكسا بكتيكورنيس ، وهى حشرة قريبة للسابقة ، يكون التجاذب بدرجة كافية لشد الغشاء النووى حيث يستدق الى نقطتين حادتين (شكل ٧ ـ ١١) • ولكن التلامس بين النواة والسنتريولين ينتهى

بعد ذلك وتستدير النواة ، ويترك السنتريولان فى النهايه موضعيهما عند الحافة ويستعيدان ثانية اتصالاتهما النووية قبيل تكوين المغزل ٠



شكل ٧ ـ ١١ : خليتان أميتان فى الحشرة نصفية الجناح لوكسا بكتيكورنيس تبين الدور التمهيدى قبل وبعد انجذاب الغشاء النووى الى السنتروسومين ٠

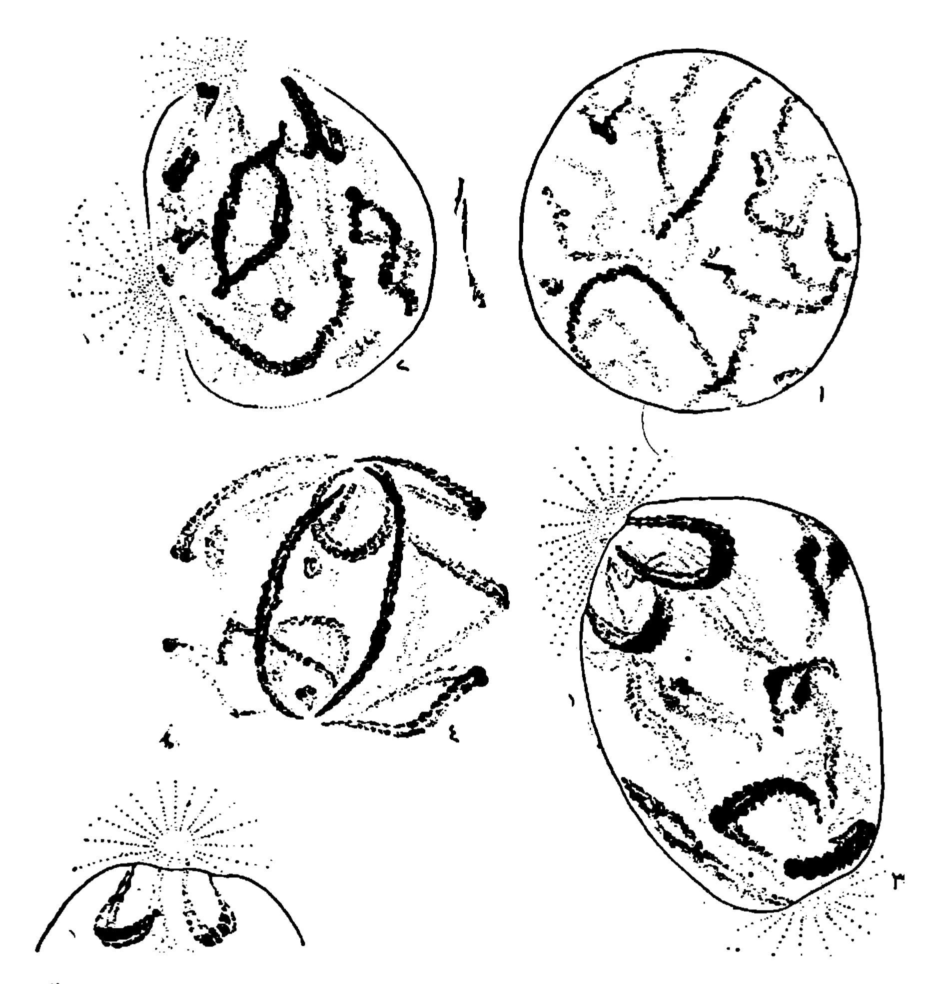
وهناك علاقة مباشرة بين حجم النواةوحجم المغزل ٠ ويمكن القول بصفة عامة بأن حجم النواة دالة لعدد الكروموسومات الموجودة بها ، مع تغير مقدار المواد اللاكروموسومية بنفس النسبة ٠ أى يكون حجم النواة الرباعية المجموعة ضعف حجم النواة الثنائية ٠ غير أن هذا تعميم مشكوك فيه حيث قد بين شريدر فى الحشرة أرفيليوس أن الخلايا الموجودة فى الفصوص المختلفة للخصية متساوية فى الحجم وعدد الكروموسومات وتنتج اسبرمات من نفس الحجم ، ولكنها قد تعرض مدى واسعا من التباين فى حجم النواة والمغزل ٠ وتشاهد فروق الحجم هذه أثناء الدور التشتتى وتعزى الى عوامل لم تحدد بعد ٠

وعلى الرغم من أن الغشاء النووى يبدو من الوجهة التركيبيه أكثر من مجرد غلاف يفصل السيتوبلازم عن العصير النووى فأن تأثيراته على الكروموسومات أو علاقته بالمراكز القطبية ليست سلبية على أية حال ، فكثيرمن الأنواع تعرض نوعا معينا للوحدات الثنائية فى الدور التشتتى حيث تنتشر فى أبعاد متساوية على الغشاء النووى ٠ وبصفة عامة يقدم دائماً الاقتراح بأن التنافر المتبادل بين الكروموسومات هو السبب فى هذا التوزيع المشاهد غير أنه فى الحشرة الأدمية الجناح (درموبترا) أنيسولابيس يتسبب فى

انحلال الغشاء النووى فى التجمع الفجائى للكروموسومات فى وسط الخلية • ثم تبدأ من هذا المكان اتخاذ وضعها التوجيهى فى الدور الاستوائى • فلو أن هناك تنافرا متبادلا بين الكروموسومات لكان حدوث مثل هذا الضرب من التحركات أبعدها احتمالا • وقد اقترح شريدر أن قوى التوتر السطحى يمكنها أن تعمل على احداث التوزيع فى الدور التشتتى والتجمع قبيل الدور الاستوائى • غير أنه من الصعب تجريبيا اكتشاف مثل هذه القوى •ولربما يثبت فى يوم ما أنها القوى المحددة لكثير من الظواهر الخلوية التى لم تخضع الى الآن للتحليل ، مثل ظاهرة « الارتكام » حيث تتجمع كروموسومات الدور التمهيدى مكونة عقدة كثيفة ومثل « مرحلة الغموض » (فى الدور الانفراجى) فى كثير من الحشرات عندما تكون الكروموسومات فى حالةانتشار ويستحيل تحليلها تفصيليا •

وهناك خاصية تتميز بها الخلايا الأمية للاسبرمات فى كثير من الأنواع الحيوانية ، كما تتميز بها ، بدرجة أقل ، الأنواع النباتية ، حكما من التقارير المنشورة • وهذه الخاصية هى التوجيه البين للكروموسومات قبيل التلاصق (التزاوج) • ففى أبكر مراحل الدور التمهيدى أكثر ما نصادف توجيه «رابل» أى وجود تقارب شديد بين السنترومبرات والسنتريولين • والحقيقة أن هذا التوجيه الذى يستتب فى الدورين الانفصالى والنهائى السابقين عندما تتحرك وتتجمع الكروموسومات عند القطبين ، يبقى محتفظا به حتى الدور التمهيدى، لهو دليل على عدم وجود نشاط خلوى أو كروموسومى جديد يخل بترتيبها خلال الدور البينى السابق للانقسام الميوزى •

ويظهر بمجرد بدء الدور القلادى توجيه جديد (شكل ٧ ــ ١٢) يشمل تحرك الكروموسومات بحيث تنجذب اطرافها بدلا من سنترومبراتها الى المراكز القطبية مع بروز الباقى من الكروموسومات داخل السائل النووى • ويكون هذا الاستقطاب ما يعرف بمرحلة « الباقة » والتى قد تستمر بعض الوقت ولكن نادرا ما تمتد الى ما بعد الدور الضام • وفى مانتيدات معينة يتبع الاستقطاب الأول بآخر ينتج عنه اعادة ترتيب الكروموسومات بشكل مشابه فى منتصف الدور الضام (هيوز ــ شريدر ١٩٤٣) • وواضح أن اعادة ترتيب الكروموسومات كما هى الحال فى مرحلة الباقة الأولى هو نتيجة تفاعل بين أطراف الكروموسومات والمراكز القطبية •



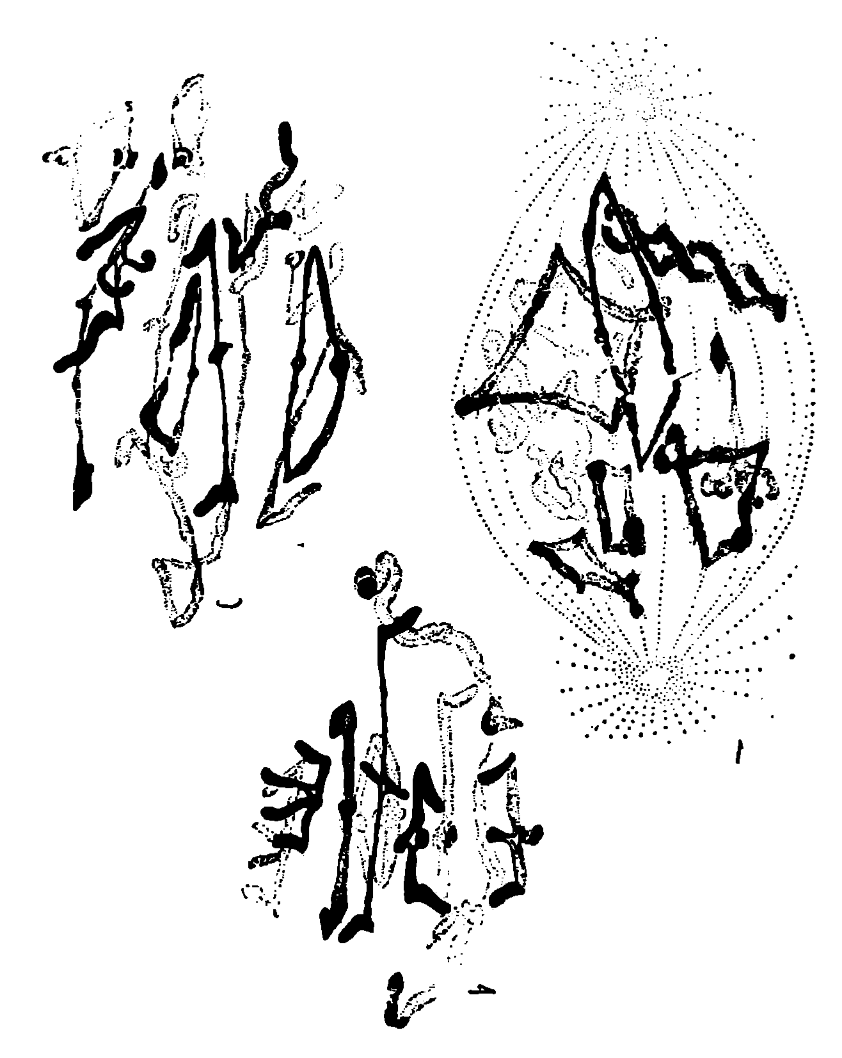
شكل ٧ ــ ١٢ : خلايا أمية فى المانتيد ، ستاجمومانتيس كارولينا ، تبين استقطاب الوحدات الثنائية عند المراكز النشيطة • (١) الكروموسومات فى الدور الضام دون استقطاب (٢) بدء الاستقطاب فى الدور الضام وتظهر اطراف الكروموسومات وهى تسير على الغشاء النووى متجهة الى المركزين • (٣) مرحلة متأخرة نوعا ما فى الدور الضام (٤) الاستقطاب الكامل وتظهر بعض الوحدات الثنائية ممتدة من أحد القطبين الى الآخر ، بينما فى البعض الآخر ينجذب الطرفان الى نفس المركز • (٥) تفاصيل السابق •

غير أن الاستقطاب ليس مقصورا على الكروموسومات وهى رفيعة فى الدور القلادى والدور الضام فقد يحدث والكروموسومات قد قاربت حالة التكاثف الكاملة • ففى انيسولابيس تتجمع الكروموسومات فى الدور التشتتى على الغشاء النووى بالقرب من السنتريول المنقسم والذى لم يفترق

شطراه • وعند رحيل كل سنتريول الى قطبه يتبع كل منهما مجموعة من الكروموسومات مما يهيىء مشاهدة عملية رائعة تمثل التجاذب القـــوى بين الكروموسومات والمراكز القطبية (شريدر ١٩٤١ ب) ولم يكن من الميسور فى هذه الحالة تقرير ما اذا كان التجاذب بين السنترومرات أو الأطـــراف أو الكروموسومات بكليتها • وهناك احتمال آخر هو أن يكون للأمر علاقة بالهتروبكنوزية (فاندرلين ١٩٤٩) حيث نجد دائماً ، فى كثير من الحشرات المستقيمة الأجنحة ، الكروموسوم X مستندا الى الغشاء النووى اذا كان موجودا •

وكانت مشاهدات مارنجو (١٩٤٩) الخاصة بالاستقطاب ذات أهمية من ناحية تفهم الميكانيكيات التى تشملها • ففى النبات السرخسى أونوكليا سنسيبيليس لم تكن أطراف الكروموسومات فقط هى المستقطبة داخـــل الغشاء النووى وبالقرب من السنتريولات ، بل كانت الميتوكوندرات أيضا من خارج الغشاء (انظر أيضا ويلسون ١٩٢٥) • وبعد ذلك تترتب على هيئة حلقة حول الصفيحة الاستوائية (تترتب كروموسومات كثير من الأنواع بطريقة مشابهة لتكون مغزلا أجوف) • وبســبب افتقـار الميتوكوندرات للسنترومرات فانها لا تتحرك عادة أثناء الدور الانفصالى ولكن حركتهاتكون شاهدا واضحا على توجيه مؤكد لها ناتج من القوة القابعة فى المراكز القطبية. وحيث أن الميتوكوندرات هى المراكز الأيضية للخلية ، فانه من الممكن أيضا أن يكون هذا التجمع مرتبطا بضرب من انتقال الطاقة اللازمة لتكوين المغزل وحركة الكروموسومات • ولكن هذا مازال مفتقرا الى اثبات •

وهناك تفاعل اضافى بين المراكز القطبية والسنترومرات يشاهد فى دور قبيل الاستوائى ويعرف بمرحلة (التمطى) للانقسام الميوزى والتى وصفها هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ ب ، ١٩٤٧ أ) فى المنتيدات والفاسميدات ففى الوقت الذى ينحل فيه الغشاء النووى ، ولكن قبيل التكوين الواضح للمغزل أو الصفيحة الاستوائية ، توجه أزواج السنترومرات فى الوحدات الثنائية نفسها فجأة وبقوة فى اتجاه القطبين المتقابلين بحيث ترى أذرع الكروموسومات مشدودة (شكل ٧ ـ ١٣) • وتظهـر ألياف ضئيلة تصل المراكز القطبية بالسنترومرات وتساعد استطالة المغزل المتكون فى تعزيز ظاهرة الامتطاط • وبالرغم من أن معنى هذه الظاهرة غامض الا أنها أساسيا تعبير للتنافر بين السنترومرات مستقل عن التفاعل بين المراكز القطبيــة



شكل ٧ ـ ١٣ : ظاهرة الامتطاط السابق للدور الاستوائى فى أحدالمانتيدات ،ستاجمومانتيس كارولينا • (أ) مرحلة مبكرة وقد بدأ بعض الوحدات الثنائية فى التجاوب للظاهرة بينما الباقى مازال غير موجه • (ب) منتصف فترة الامتطاط • (ج) وقد تم جزئيا التوجيه فى الدور الاستوائى ولكن مازالت الوحدة الثلاثية لكروموسومات الجنس (فى القمة) دون توجيه •

والسنترومرات • وحيث انها تحدث حتى ولو كانت الوحدات الثنائية لاتزال متناثرة دون نظام فى الخلية • ولا تستمر حالة التمطى طويلا فسرعان ما تتقارب السنترومرات ثانية بعضها من بعض وتعود الكروموسومات الى استئناف انكماشها حتى يتم اكتمال الدور الاستوائى •

ويتم تكوين الصفيحة الاستوائية عندما تأخذ الكروموسومات مواقعها ويتم توجيهها داخل المغزل أو عليه ، وعلى بعدين متساويين من القطبين • أى يجب أن تتحرك الكروموسومات من مواضعها داخل النواة لكى توجه نفسها على المغزل • وقد أشار دارلنجتون الى هذه التحركات ووصفها بأنها «تجمهر» و «توجيه» وعزا التحركات الى التنافر بين السنتروميرات والسنتريولات •



شكل ٧ ـ ١٤ : خلايا أمية للاسبرمات فى اللوبستر ، هوماروس أمريكانوس ، تبين دور قبيل الاستوائى (اليسار والوسط) ولاتزال الكروموسومات مبعثرة تماما ومتصلة بليفة مغزلية بواحد فقط من القطبين • والى اليمين الدور الاستوائى وتظهر به الكروموسومات موجهة ومتصلة بكلا القطبين •

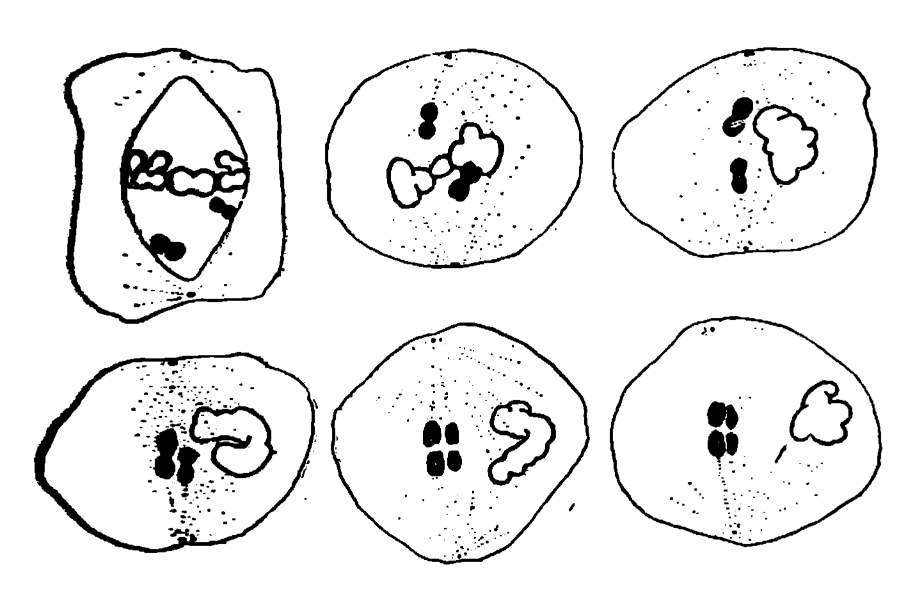
وتلقى البيانات المستمدة من دراسة الخلايا الاسبرمية الأمية فى خصية اللوبستر هوماروس ، بصفة خاصة ، أضواء على هذا الموضوع (شكل ٧ ـ ١٤) • فقد بينت هذه الدراسة أنه بمجرد تفكك الغشاء النووى تتكون فى الحال تقريبا ألياف من المراكز القطبية الى سنتروميرات الكروموسومات • وتتكون هذه الألياف أولا من أقرب المركزين الى السنتروميرات ، ولكن سرعان ماتنشأ ألياف من المركز الآخر تصلها بالكروموسومات وتجذب الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية بوساطة نصفى كل من هذه الألياف (شريدر ١٩٤٧ أ) • وهذا يعنى ، بالنسبة للكروموسومات التى لا يكون موقعها وسطا ، أنه يجب أن تنقبض بعض الألياف فى الوقت الذى ينبسط فيه البعض الآخر ويستطيل دون حدوث تلف لبنائها • وتحليل ظاهرة التمطى يدعم هذه النظرية الفرضية التى لها شأن هام فى تفهم التحركات الكروموسومية ، حيث تشير نظرية التمطى الى أن قوتى السحب تكونان فى حالة توازن عندما

تكون الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية وذلك لأن نصفى الليفـــة المغزلية اللذين يصلان الكروموسوم أو الوحدة الثنائية بالقطبين متماثلان ٠ وحيث ان أبسط تفسير لبناء الألياف هو أنها تتكون من سلاسل من البروتين لها القدرة عن طريق الطى ، على الانقباض والانبساط ٠ ولا يبدو أن لقوى التنافر أى دور هنا ٠

ويتوقف ترتيب الكروموسومات على المغزل على الكروموسومات نفسها، فقد تأخذ أماكنها فى ترتيب معين أو بطريقة عشوائية كما أنها قد تتباين فى الفرد الواحد ٠ وهكذا فى حشرة جيلاستوكوريس النصفية الجناح لا يظهر بالذكر أى ترتيب منتظم للكروموسومات فى الانقسام الأول للعملية الميوزيه ولكن تكون الاوتوسومات فى الانقسام الثانى بانتظـام حلقة حـول كروموسومات الجنس التى تأخذ مكانها فى المركز ٠ ولا يظهر بالاناث أى ضرب من انتظام الترتيب ٠ وقد أشير الى أن الهتروبكنوزية ، واختـــلاف الجاميطات ، لها شأن فى الموضوع (ثرويدسون ١٩٤٤ ، شريدر ١٩٤٧ أ) ٠ وعندما تشمل الخلية الواحدة كروموسومات كبـيرة وأخرى صغيرة ، فان الصغيرة تأخذ مكانها فى وسط المغزل بينما تشغل الكبرى محيطه ، كما فى نبات اليوكا (اومارا ١٩٣٢) وفى الحيوان الزاحف توبينامبس (ماتـاى ١٩٣٣ أ) ٠

وقد قدم استرجرن (١٩٤٥) الفرض بأن التركيب البنائى للمغـزل هو بحيث يحقق « توازنا عرضيا » داخله ٠ فاذا اعتبرنا أن المغزل يتـكون من جزيئات طويلة أو ميسلات ذات ترتيب موضعى معـين يسـمح بتوفير التوازن ، فان ادخال أجسام بين الياف المغزل يخل بالتوازن ويزيد الطاقة الكامنة للنظام فيميل الى طرد الأجسام الغريبة ٠ وقـــد أمكن فى حشرتى براكيستيتس ومسيسورهينوس (شكل ٧ ــ ١٥) بيـان أن يمكـن دفع الكروموسومات الى جانب المغزل بالرغم من قوة الألياف التى تميل الى ابقائها على الصفيحة الاستوائية ٠ وعلى ذلك فانه ما دامت الكروموسومات تحتفظ بتوجيهها الطبيعى فى الدور الاستوائى فان التوازن العرضى يكون موجودا ٠

ومن الممكن ادراك فروق فى درجة الاخلال بالتوازن ، مما قد يفسر ما يرى من التباين فى ترتيب الكروموسومات ٠ ولكنه يتضح من دراســة الخلايـا الاسـبرمية الأميـة فى حشرتى ماسيستورهينوس وبراكيستيتس ،



شكل ٧ ـ ١٥ : خلايا أمية للاسبرمات فى فصوص الهارجكوين فى الحشرة نصفية الجناح براكيستثاس روبروماكيولاتوس تبين السلوك التفاضلى لكروموسومات الجنس (أسود) والاوتوسومات (تحديد خارجى) على الصفيحة الاستوائية • فبينما تاخذ الأولى فى التوجيه العادى تدفع الثانية الى جانب الخلية نتيجة لما يبدو من استطالة الياف المغزل •

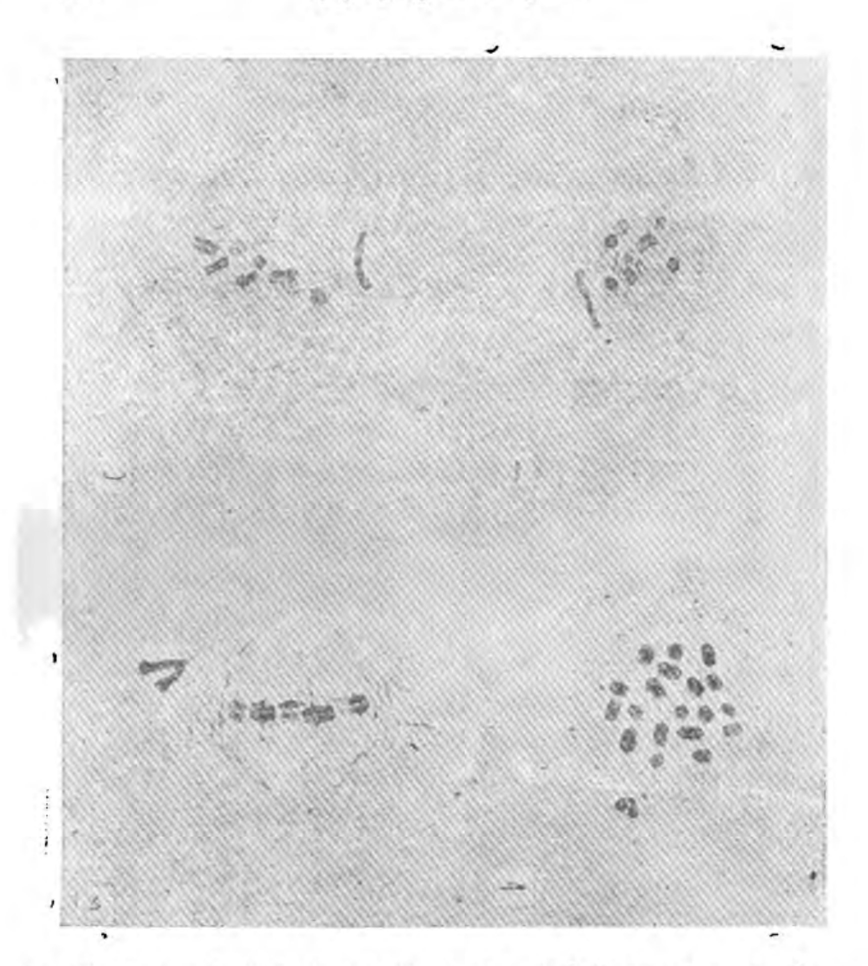
حيث يختلف سلوك كروموسومات الجنس عن سلوك الاوتوسومات • أن الكروموسومات ليست مجرد أجسام خاملة فتزاوج خارج المغزل ولكن تبين أن كلا منها (فرديا) يحدد بقاء التوازن العرضى • ولابد من أن يكون هناك أيضا توازن طولى فعال ليمنع الكروموسومات من الانسياب فى اتجاه القطبين قبل بدء تحركات الدور الانفصالى • ومن المنطق المعقول أن نفترض أن هذا هو احدى وظائف أنصاف الألياف المغزلية •

وقد توافر برهان طبيعى عن تأثير المغزل على الكروموسومات فى دراسة لسلوك الكروموسوم X فى ذكر من طراز XO لضرب من المانتيدات (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ أ) • فمن المتوقع اذا تعرض كروموسوم X مفرد فى خلية اسبرمية أمية ، لقوة مغزلية طاردة أن تكون ازاحته الى خارج المغزل سهلة حيث انه مثبت الى أحد القطبين فقط بليفة مغزلية واحدة • ولتلافى حدوث ذلك فى معظم الكائنات من الطراز XO ، فان الكروموسوم X

يمر مبكرا الى أحد القطبين قبيل اتمام تحركات الدور الانفصالى ومع ذلك فان كثيرا من الأنواع تتميز بعملية طرد خفيفة لهذا الكروموسوم • وفى حشرة همبرتيللا من المانتيدات ، يتأخر سنتروميير الكروموسوم X فى تفاعله مع القطب ولا تتكون ليفته المغزلية الا بعد أن تتم الاوتوسومات اتصالاتها القطبية ويزاح الكروموسوم X بطريقة سلبية الى خارج المغزل ،ولا يتصل هذا الكروموسوم بالقطب القريب منه بليفة مغزلية الا بعد أن يصبح فى السيتوبلازم خارج المغزل (شكل ٧ ــ ١٦) • وبالمثل يتأخر ذهاب الكروموسوم X الى القطب غير أنه فى نهاية الأمر يتبع تحركات الدورالانفصالى النموذجية • وأخيرا يجب أن نشير الى أن الكروموسوم X يسلك أحيانا كالاوتوسومات فتتصل ليفتان مغزليتان من القطبين بالسنتروميرين (الشقيقين) وهكذا يكون الانقسام فى الدور الانفصالى الاول انشطاريا وتكون التحركات الانفصالية منتظمة ، وفى هذه الحالات يكون الكروموسوم داخل المغزل ولم يطرد خارجه •

ولربما يكون الدور الذى يلعبه المركزان القطبيان فى تكوين المغزل ، من أبرز الأدلة على نشاط القطبين • وبحكم الضرورة فان المعلومات التى لها اتصال بالموضوع يجب الحصول عليها من تلك الكائنات التى بها مراكز قطبية ذات تركيب بنائى مرئى ومعظمها كائنات حيوانية • وعلى هذا فان الطريقة التى يتكون بها المغزل فى النباتات الراقية يجب أن تظل موضع شك بسبب خلوها من المراكز القطبية المرئية • والموضوع شديد التعقيد حتى فى الحيوانات ، وحيث يبدو أنه يمكن للمغزل أن يتكون بمختلف من الطرق تبذل فيها المراكز القطبية والنواة والكروموسومات درجات متباينة من التأثير فى تحديد التكوين البنائى النهائى للمغزل •

على أنه تبرز هنا حقيقة واحدة ، فضمان تكوين مغزل حقيقى عامل مستدق الطرفين ، أى مدبب عند كل من الطرفين ، يجب توافر وجود مركزين قطبيين ونواة (شريدر ١٩٤٧ أ) • فعند غياب النواة ، كما فى البيضات المستخرجة منها النواة يمكن للمركزين القطبيين تكوين الشعاعات النجمية ، ولكن الاخيرة لا تتداخل لتأخذ شكل المغزل الحقيقى الا بطريق المصادفة فقط (هارفى ١٩٣٦) • كما بين لامز (١٩١٠) أنه فى بيضة الاريون من الرخويات يكون المركزان القطبيان المغزل عن طريق اتحاد الشعاعات النجمية المتداخلة وذلك قبل تفكك الغشاء النووى • ولكن

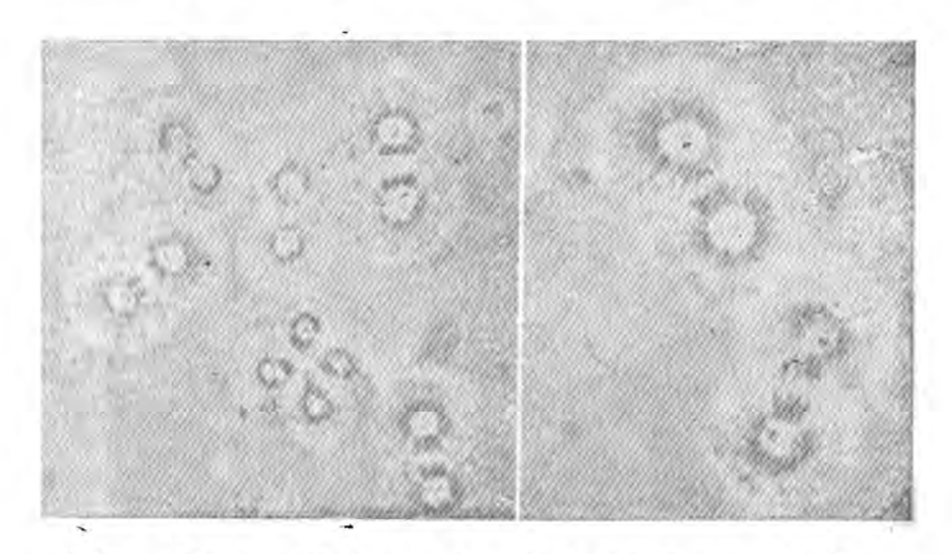


شكل ٧ ــ ١٦ : خلايا أمية للاسبرمات فى المانتيد ، هامبرتييللا (أ) دور قبيل الاستوائى مبكر يظهر بده تكوين المغزل وعدم توجيه الكروموسوم X (ب) قبل الاستوائى متأخر ومازال الكروموسوم دون توجيه ولكنه لفظ أيضا خارج المغزل (جـ) الدور الاستوائى الأول • منظر قطبى ويظهر الكروموسوم X خارج منطقة المغزل (د) كما فى (جـ) ولكن من منظر جانبى ويظهر الكروموسوم X خارج المغزل بالذات ولكنه متصل بليفية مغزلية واحدة تربطه باقرب قطب ويبدو الاطار الميتوكوندورى حول المغزل واضحا تماما فى الهامبرتييللا •

يلزم قبل أن يكون هذا المغزل فعالا وظيفيا أن يدمج معه مواد نووية • وهذا ينبىء بصفة قاطعة أن السائل النووى جزء أساسى من المغزل بالرغم من عدم توافر معلومات تهيىء حلا لمعرفة الطريقة التى يتحول بها السائل النووى الى مادة المغزل • والواقع أن مازيا (١٩٥٥) يعتقد أنه

لا يمكن أن يكون اسهام النواة فى المغزل كبيرا وأن غالبية بروتينات المغزل من مصدر سيتوبلازمى ويبدو أن النشاط القطبى ، عند انحلال الغشاء النووى ، يحدث توجيها طوليا لجزئيات السيتوبلازم ، وأن السائل النووى هو الذى يكسب المغزل خصائصه المميزة • ولا يعرف للآن اذا ما كان هذا النشاط هو نتيجة لتفاعلات فيزيائية أو كيميائية •

وتعوزنا هنا كلمة تحذير ، فطالما قدم الاقتراح بأن المواد التى يتكون منها المغزل ترجع الى أصل نووى وسيتوبلازمى معا • ولكن هذا الرأى يعتمد على دليل مستمد من المشاهدات وليس نتيجة تحليلات ـ هذا بالاضافة الى



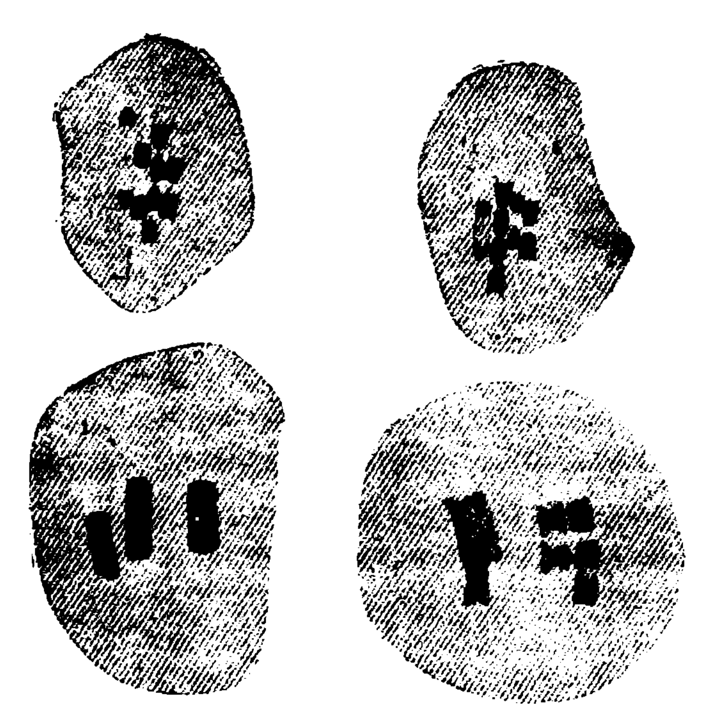
شكل ٧ ـ ١٧ : الجهاز الميتوزى كما فصل من بيضات قنفذ البحر ويتكون من كواكب ومغازل وكروموسومات • واغلب الرسوم لادوار الانفصال فيما عدا دور استوائى واحد فى الصورة الى اليسار • وتحتوى أيضا هذه الصورة على رسم لتشكيل رباعى الأقطاب •

أنه لا يعرف عن الطبيعة الكيميائية للسائل الا القليل • ويهيىء تكنيك مازيا ودان (١٩٥٢ ، مازيا ١٩٥٤ ، ١٩٥٥) وسيلة لحل هذا الموضوع حيث انهما قد نجحا فى فصل المغازل من بيضات قنفذ البحر بالجملة (شكل ٧ ـ ١٧) • وتتكون غالبية المغزل من مواد بروتينية ، ولروابط الكبريت أهمية فى المحافظة على ثباته • وكما بين انوى (١٩٥٢ ، ١٩٥٣) أن الألياف البروتينية تعرض انكسارا مزدوجا قويا فى الضوء المستقطب وهى تؤلف حوالى ١٢ ـ

١٥ فى المائة من كل البروتين فى البيضة • ولابد أن تلقى التجارب المستقبلة ضوءا على أصل بروتين المغزل وعلى التفاعلات الكيميائية الحيوية التى تؤدى الى تجمعه فى صورة مغزل عامل يقوم بوظيفته •

وعلى سبيل الايضاح سنذكر هنا طرازين متطرفين لتكوين المغزل ، أحدهما فى الحيوان باربيولانيمفا من البروتوزوا حيث تتكون عناصر المغزل فى وضوح ملحوظ (كليفلند ١٩٣٨) • فالسنتريول فى هذا الكائن جسم طويل رفيع يبلغ طوله من ١٥ الى ٣٠ ميكرونا ويتصل به من الأمام الجهاز السوطى وينتهى من الخلف بسنتروسوم كرى (شكل ٣ ــ ٦) • ويتكون المغزل كلية من شعاعات نجمية تتداخل وتلتحم وهذه تنشأ من النهاية الحرة للسنتريول • ويقوم السنتروسوم المنتشر بالتحكم فقط فى الاتجاه الذى تسلكه الشعاعات النجمية ، وبذلك يعين بطريقة غير مباشرة شكل المغزل • وهكذا فان بعض أنواع البروتوزوا التى لها سنتروسوم مفلطح تعطى مغزلا رفيعا فى حين أن أنواعا أخرى ذات سنتروسوم كرى تعطى مغزلا أكثر اكتمالا واستدارة • وفوق ذلك فى الباربيولانيمفا فان شعاعات نجمية أخرى تكون « الألياف الكروموسومية الخارجية للنواة » والتى تتصل بالغشاء النووى السليم حيث تتصل « الألياف الكروموسومية الداخلية » فى النواة والتى تمتد من السنترومرات الى السطح الداخلى من الغشاء النووى • ويبدو أن الالياف الكروموسومية الخارجية هى وحدها التى تعمل فى تحركات الكروموسومات • ويتم الانقسام فى هذا النوع داخل النواة ولا يحدث مطلقا أى انحلال للغشاء النووى • ولذا فانه يوجد شك فيما اذا كان السائل النووى يكون فعلا جزءا من المغزل • وهذا بالرغم من أن الالياف الكروموسومية تبقى بدون النواة مجرد شعاعات نجمية لا تؤدى عملا •

أن تكوين المغزل فى الانقسام الأول للعملية الميوزية فى بيضة الحشرة أكروشيزموس من النوع المباشر حيث ان منشأ المغزل كله من داخل النواة (هيوز ــ شريدر ١٩٢٤) • ونفس الحال صحيحة أيضا فى كثير من الحشرات الكوكسيدية (شكل ٧ ــ ١٨) و (هيوز ــ شريدر ١٩٤٨ ب) • وفى البروتورتونيا واللافيا يكون كل كروموسوم مجموعته الخاصة من الخيوط الكروموسومية من السنترومير المنتشر ولا يكون لهذه الألياف أى توجيه الى المناطق القطبية المرتقبة • ولا تبدى هذه الكروموسومات ومعها أليافها أى بوادر للتوجيه الا عندما تبدأ القوى القطبية عملها فى أواخر الدور التمهيدى



شكل ٧ ــ ١٨ : خلايا أمية للاسبرمات فى البروتورتونيا (أعلى) واللافيابوفارى (أسفل) تبين العناصر المغزلية المنفصلة للكروموسومات مجتمعة فيما يشبه جهازا واحدا عاملا ·

فتبدأ ترتيبا يؤدى الى تكوين الصفيحة الاستوائية · ومن الواضح أن مثل هذا المغزل يتكون من أجزاء منفصلة تقابل أزواج الكروموسومات من حيث العدد · ولا يتفكك الغشاء النووى الا قبيل الدور الاستوائى بقليل ولكن بعد ظهور الالياف الكروموسومية بمدة طويلة · ولا يبدو أن هناك أليافامستمرة·

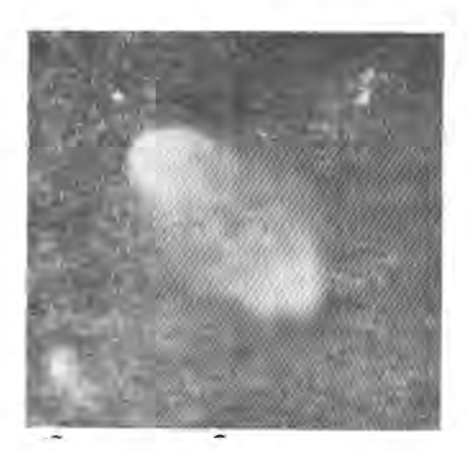
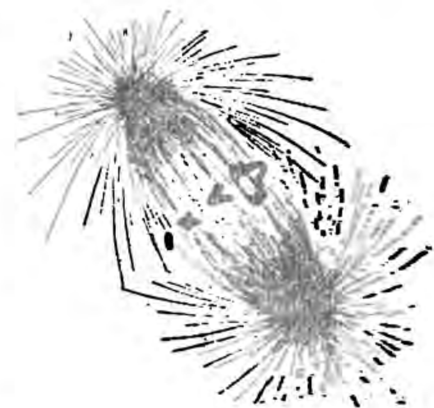
وهناك أنواع أخرى تعرض صورا لتكوين المغزل تقع فيما بين هـذين الطرازين المتطرفين · ويبدو أنه من الممكن أن تنشأ الليفات الكروموسومية من السنتروميير وحدها دون الرجوع الى المراكز القطبية أو الى تفاعل بين هذه المراكز والسنتروميرات · ولا يعرف بالتأكيد اذا ما كان يوجد هناك صور للمغزل تتكون من ألياف مستمرة فقط وهذا بالرغم من أنه يظن أن هذه هى الحال فى فراشة الاورجيا (جرتشمار ١٩٢٨) ·

ولا يخلو الأمر من أن يكون لحالة تكثف الكروموسومات تأثير على تكوين المغزل وعمله · ففى الخلايا الأمية الاسبرمية فى الكوكسيد جوسيباريا

تتكشف كروموسومات احدى المجموعتين قبل الأخرى وتتصل كروموسومات هذه المجموعة الهتروبكنوزية بمغزل أحادى القطب وتتحرك الى هذا القطب وتستبعد قبل أن تكون كروموسومات المجموعة الأخرى قد استعدت للتوجيه الاستوائى ٠

وتؤدى بنا الطرق المتنوعة التى تتكون بها المغازل الى الاستخلاص بأنها متنوعة التركيب البنـائى ٠ وقـد دلت دراسـات اسـتخدمت فيها تكنيكات متنوعة على أن المغزل ذو طبيعة متجانسة ، على أن هناك عديدا من المشاهدات الخاصة بالألياف المغزلية فى الخلية الحية تعارض هذا (كليفلند ١٩٣٤ ، كوبر ١٩٤١ ، انوى ١٩٥٢ ، ١٩٥٣) ٠ ويبدى المغزل فى التحضـيرات المصبوغة تركيبا بنائيا محززا ولكن يبقى الاشكال فى كم من هذا المظهـر يمكن أن يعزى الى الانكماش ، وخصوصا أن طرق التثبيت المعروفة باحداثها للانكماش هى التى تستعمل بصفة خاصة فى اظهار العناصر الليفية فى المغزل ، فمثلا انه لمن المشاهد عامة فى الأنسجة ، أن المغـزل فى الحـلايا الجيـدة التثبيت التى توجد عند السطح يكون عادة متجانسا ٠ فى حين أن المغزل فى الخلايا التى فى داخل كتلة من النسيج والتى يحدث بها انكماش ، غالبا بسبب عدم كفاية التثبيت أو بطئه ، يعرض ألياف المغزل بكل جلاء ٠

ولا تزال تؤلف مشاهدات بيلار الأساس الأصلى لكثير من الدراسات التى تلتها عن التركيب البنائى للمغزل ٠ وقد لخص شريدر (١٩٥٣) أدلته التى تؤيد النظرية الفرضية عند وجود توجيه طولى للعناصر التى يتكون منها المغزل كالآتى : (١) أنه فى المحاليل الأعلى ازموزيا يكون انكماش المغزل أكثر عرضيا منه طوليا ٠ (٢) فى المغازل المنحنية تكون الألياف أشد تقاربا بعضها من بعض بالقرب من الانحناء ٠ (٣) الحركة البراونية للحبيبات التى يتصادف ادماجها داخل المغزل تكون اشد فى الاتجاه الطولى منها فى الاتجاه العرضى ٠ و (٤) انشقاق المغزل الناشىء عن الضغط أو الانكماش يكون طوليا دائما ٠ ومن المعتقـد بصفة عامة الآن أن المغـزل يجب أن يكـون نوعا من البللورة السائلة أو عنصر ملامسة وهذه أجسام ذات توجيه جزيئى معين أو ذات نظام شبكى ٠ والحقيقة المعروفة أنه فى الضوء المستقطب يعطى المغزل الحى فى بيض شوكية الأجنحة انكسارا مزدوجا لما يؤيد الاستخلاص بوجود مكونات ليفية موجهة مع المحور الطويل (شكل ٧ ـ ١٩) (انوى ١٩٥٢ ، ١٩٥٣) ٠ على أنه ليس ضروريا أن تكون هذه المكونات مرئية الا حيث يميل الاعوجاج

شكل ٧ ــ ١٩ : المغزل فى بيضة الدودة البحرية كيتوبترس (الى اليسار) ، مصورة فى الضوء المستقطب ٠ الى اليمين ، عرض لنفس الصورة مع كثير من التفاصيل التى لا يمكن توضيحها فى الصورة الفوتوغرافية ٠

الى ابرازها أو يكشف الضوء المستقطب عن توجيهها ٠ وتدل دراسات اتوى أن الليفيات ذات الانكسار المزدوج تمتد من أحد القطبين الى الآخر ومن كل قطب الى السنترومبرات . ولكن لم يتمكن سوان (١٩٥١) من أن يدعم صحة التركيب الليفى للمغزل وذلك بالرغم من أنه واضح تماما أن المغزل فى مجموعه مزدوج الانكسار ٠

ولذلك ينشأ هذا السؤال عما اذا كان المغزل كيانا مركبا يتكون من لييفات داخل مادة محيطية أساسية ، أو أنه لا توجد الا مادة محيطية فقط شديدة التوجيه ٠ وليس من الضرورى أن تكون اللييفات مختلفة كيميائيا عن المادة المحيطة فقد تكون أشد توجيها فقط نتيجة للتفاعل بين القطبين أو بين القطب والسنترومير ٠ وهناك عدة أدلة مختلفة النواحى تساند الفكرة القائلة بأن المغزل ذو طبيعة مركبة وأنه مكون من مادة محيطة أساسية لاتمر فقط خلالها الالياف بل أيضا تنكمش وتستطيل فى حرية ومستقلة عنها ٠ ويستوحى هذا من الطريقة التى تطرد بها الكروموسومات من النواة (هيوز ــ شريدر ١٩٤٨ أ ، شريدر ١٩٤٧ أ) وموجودة بطريقة ضمنية فى النظرية الفرضية لاسترجرن (١٩٤٥) الخاصة بتوازن المغزل والتى تصور الكروموسومات على أنها تسحب داخل المادة المحيطة بوساطة الالياف ٠ كما

بين انوى أن الكولشسين يتلف الانكسار المزدوج ، أولا ، فى المادة المحيطة فى المغزل والشعاعات النجمية بينما تفقـدها الالياف الكروموسومية فى بطء أشد ٠

تحركات الدور الانفصالى

كانت تحركات الكروموسومات من الصفيحة الاستوائية الى المنطقتين القطبيتين احدى العمليات الخلوية التى درست بأعظم استفاضة ويرجع هذا الى السهولة التى يمكن بها دراسة الخلايا وهى فى الحالة الحية ٠ ويمـــكن اجراء قياس دقيق لهذه التحركات مما يهيىء للباحث امكان الحصول عـلى بيانات كمية وصفية يمكن بعد ذلك الربط بينها وبين التغيرات التركيبية التى تحدث فى نفس الوقت ٠

وقد قام شريدر (١٩٥٣)باستعراض مستفيض للنظريات الفرضية العديدة التى قدمت لتفسير حركات الدور الانفصالى ، وواضح فى معظم الحالات أن التفسير الذى يقدمه الباحث للميكانزم الذى تشمله العملية ، يتوقف على المعتقدات الابتدائية التى يعتنقها هذا الباحث فيما يتعلق بالتركيب البنائى للمغزل ٠ وهكذا ، فان دارلنجتون (١٩٣٧ أ) ، الذى يلتزم منزمن طويل بأن الياف المغزل ما هى الا تكوينات مصطنعة ناتجة من التثبيت ، وافترض أنه من الممكن ارجاع جميع تحركات الكروموسومات فى النواة وعلى المغزل الى قوى تنافرية أو تجاذبية طبيعيةكهربية استاتيكية (استاكهربية) . وهذه الفكرة ، وهى توسيع للنظرية الفرضية التى وضعها ليلى من قبل فى عام ١٩٠٩ وأوردها فى كتابه « نظرية التوازن فى الانقسام الميتوزى » والتى بمقتضاها تكون التحركات الانفصالية انعكاسات للتنافر بين سنتروميرات الكروماتيدات الشقيقة فى الانقسام الميتوزى أو بين السنترومين المتزاوجين فى الوحدة الثنائية الميوزية ٠

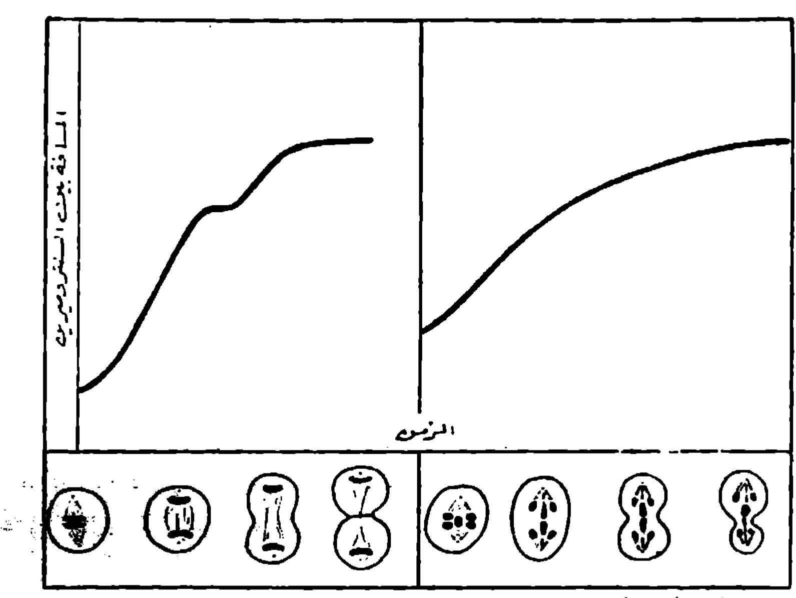
وبالرغم من وجود حالات معروفة يبدو فيها أن التحـــــكم الذاتى للكروموسومات فى تحركاتها هو أكثر التفسيرات واقعية ، فان نظـرية دارلنجتون الفرضية الاستاكهربية غير مقنعة بسبب فروضها الابتدائيـــة المتعلقة بألياف المغزل وكذلك بسبب عدم وجود أدلة تجريبية عن وجود قوى

بهذه الطبيعة • ويمكن اقامة نفس الاعتراضات ضد النظريات الفرضية الأخرى التى تشمل ظاهرات الانتشار والانسياب فانها مثل النظرية الاستاكهربية لا تزيد على أنها مجرد أوصاف لاحداث تقع دون ربط مقابل لها مع المظهـر المتغير للمكونات الخلوية الأخرى •

وقد هيأت البيانات الكمية عن تحركات الكروموســومات فى الدور الانفصالى ما يبدو أنه حـل مقنع للموضوع (بيلار ١٩٢٩ ، باربر ١٩٣٩ ريس ١٩٤٣ ، ١٩٤٩ ، هيوز وسوان ١٩٤٨) • وبالرغم من أنه قدنشأت بعض الفروق فى المفهومات يبدو أنه لم يعد هناك أى شك فى أن حـركة الكروموسومات الى القطبين ، فى الخلايا الحيوانية على الأقل ، تحدث عن طريق تقلص عناصر مغزلية طولية التوجيه وباستطالة جسم المغزل • وفى الخلايا الامية الاسبرمية الأولية فى النطاط أو من البربرى ، تاماليا ، تجرى العمليتان معا فى نفس الوقت • واذا وقعت ، فى رسم بيانى ، المسافة بين السنتروميرات ضد الزمن (شكل ٧ ــ ٢٠) ينتج منحنى متصل غير متقطع • أما فى الخلايا الجنينية والخلايا الأمية الاسـبرمية الثانوية فى التاماليا والخـلايا الأميـة الاسبرمية الأولية فى حشرتى البروتونور والثليا فان العمليتين تقعان فى وقتين مميزين مما ينتج عنه منحنى مكون من حرفى S يفصلهما هضبة (مسطاح) • ويمثل الجزء الأول من المنحنى الحركة الراجعة الى تقلص عناصر المغزل ويمثل الجزء الثانى الحركة الراجعة الى استطالة المغزل وهى التى تدفع الصفيحتين الشقيقتين بعضهما عن بعض • ومن الممكن ، حتى فى النطاط حيث يتوافق الزمن للعمليتين أن تكتب احداهما دون التأثير عـلى الأخرى (ريس ١٩٤٩) • وعلى ذلك يمنع محلول الكلورال هيدريت (٠ر٨٪) استطالة المغزل ولكنه لا يؤثر فى تقلص عناصر المغزل وهى حقيقة تدلل ثانية على أن المغزل ذو طبيعة مركبة فى بنائه ووظيفته •

وقد افترض ريس أن الفروق فى الانفصال الزمنى بين تقلص العناصر المغزلية واستطالة المغزل ترجع الى طراز السنتروميرات الموجودة ، أى هل هى من الطراز المحدد أو المنتشر • فالكروموسوم المستعرض ذو السنترومير المنتشر سيميل الى تأخير انتفاخ المغزل أكثر مما يمكن للكروموسوم ذى السنترومير المحدد وبذلك يؤخر الاستطالة أيضا •

والعبارة « تقلص عناصر المغزل » عبارة غير ملزمة برأى ولا تتضمن أى



شكل ٧ ـ ٢٠ : الحركة الانفصالية فى طرز مختلفة من الخلايا كما قدرت من المسافة بين السنترومبرات · الى اليسار ، الهضبة التى تظهر بالمنحنى تفصل الحركة المبكرة للكروموسومات الناشئة من تقلص الألياف الكروموسومية ، عن الحركة المتأخرة الناشئة من استطالة المغزل · الى اليمين ، لا توجد هضبة ، وتعزى جميع الحركة الى استطالة المغزل ·

ميكانزم فيزيائى كيميائى (فيزوكيميائى أو كيموفيزيائى) معروف · ويعتقد بيلار أن الكروموسوم يتصل بالليفة المستمرة عن طريق «ليفة الجر أو السحب» وأن الحركة الابتدائية تتضمن فعلا انزلاقيا للكروموسوم على «الليفة المستمرة» فى اتجاه القطب · وتتضمن الحركة التالية امتداد « المنطقة البينية أو الجذع الرئيسى » · على أن ريس لم يجد أى دليل على وجود جذع رئيسى ولكنه يقترح أن استطالة المغزل هى نتيجة للحقيقة فى أنه ينتفخ ثم يمتط · ومن ناحية أخرى يقترح هيوز وسوان أن تقلص العناصر المغزلية هو تعبير لميكانزم انقباضى ينتج عنه جذب الكروموسومات الى القطبين · كما كشفت أيضا دراساتهما والتى استعملا فيها الضوء المستقطب أن التوجيه الجزيئى أكثر تحديدا عند قطبى المغزل عنه عند المنطقة الاستوائية · وعلى ذلك تكون المراكز

القطبية هى المصدر الذى تنشأ منه القوى الموجهة التى تشكل المغزل من البروتوبلازم المتماثل التوجيه (غير الموجه) ٠

وتسمح مرونة الغشاء الخلوى فى الخلية الحيوانية بحدوث استطالة فى المغزل وفى الخلية، ٠ كما أن عدم المرونة النسبية لجدار الخلية النباتية عند وقت الانقسام لا تسمح باستطالة الخلية ، ونتيجة لذلك فليس هناك دليل على حدوث استطالة للمغزل ٠

ومن المحتمل أن تكون كل الحركة الانفصالية فى الخلايا النباتية ناتجة من تقلص عناصر المغزل ٠ والعكس صحيح للخلايا الأخرى ٠ ففى الخلايا الاسبرمية الأمية الأولية فى التماليا لا يحدث تقلص للعناصر المغزلية وتعزى الحركة الانفصالية بأكملها الى استطالة المغزل (ريس ١٩٤٣) ٠ ونجد نفس الحال فى الحشرة الحرشفية الأجنحة اورجيا والتى يبدو أن كروموسوماتها ليس لها ألياف كروموسومية (كرتشمار ١٩٢٨) ٠

وفى الخلايا الحيوانية ، يعقب اتمام الحركةالانفصاليةحدوث الاختناق الذى يقطع الخلية الى خليتين ٠ وتحكم استطالة المغزل هذه العملية بدليل أنه اذا فشلت الاستطالة لا يظهر تحزيز الاختناق (ريس ١٩٤٩) ٠ أما اذا انتفخ المغزل كالمعتاد وفشلت الكروموسومات فى الانفصال (تحدث هذه الظاهرة لزوجة الكروموسومات الناتجة من أشعة X (فانه ينشأ عن ذلك انبعاجات جانبية غير متساوية ٠ وواضح أن الكروموسومات تتصل بالقطبين عن طريق الألياف ، ولكن لزوجتها تمنعها من الانفصال الخالص ، وبطريقة غير مباشرة تمنعها من الاستطالة ، والخروج من هذا الموقف فى الخلايا النباتية يكون بتكوين الصفيحة الخلوية التى تقطع الخلية الى نصفين ٠

الباب الثامن

العبور وتكوين الكيازمات

أبرزت المناقشة التمهيدية للعبور ، فى البـــاب الرابع ، نواحى من الموضوع أوضحت كثيرا من الظواهر المتضاربة التى صادفت الباحثين فى باكورة الدراسات الوراثية • وقد ساعدت هذه الدراسات على ارساء واستتباب نظرية الكروموسومات للوراثة حيث بينت بجلاء أن العبور يحدث فى المرحلة الرباعية الخيوط فى الدور التمهيدى للانقسام الميوزى ، وأنه يسبقه تلاصق بين الكروموسومات النظيرة وأنه يؤدى ، عن طريق تبادل مشترك بين المادة الكروماتينية ، الى انفصام فى مجموعات الارتباط كلما حدث عبور ، فتتبادل كتل من الجينات وليست مواقع مفردة منها • كما فسرت ظاهرة التداخل لماذا تكون مواضع العبور فى أى زوج من الكروموسومات النظيرة موزعــة بطريقة منتظمة الى حد ما على مدى طولها •

ومــع هــذا فان العبور لا يزال أحدى المشاكل الرئيسية فى الوراثة السيتولوجية ويرجع بعض ذلك الى أنه لم يتم للآن فهم ميكانزم العبور تماما ويرجــع بعضــه الآخــر الى أن هــذه الظاهــرة عرضــة لتبــاين كبــير ــ وغالبا لا يمكن التنبؤ به ــ نتيجة لكثير من العوامل الداخلية والخارجية • ولذلك فان اقتراح أى نظام لتفسير العبور يجب ، بحكم الضرورة ، أن يتضمن ويفسر هذه التباينات التى صودفت • وبالرغم من أن نظـــــرية دارلنجتون (دارلنجتون ١٩٣٧ أ) التى سنشرحها فيما بعد ، قد لاقت قبولا واسعا لما تتمتع به من بساطة منطقية ، فانه من الواضح ضرورة النظر اليها بشيء من التحفظ حتى ولو أنه كما أشار استرتفانت (١٩٥١ أ) عن كره منه ، أنه لا يتوافر لدينا بديل لها يحوز كل الرضا •

ويصبح من الضرورى عند هذه المرحلة أن نحدد معنى بعض المصطلحات . فقد اعتاد باحثو الوراثة والسيتولوجيا ، تابعين فى ذلك آراء دارلنجتون ، أن

يعادلوا الكيازما بالتبادل الكروماتيدى · والمصطلح الأول وصفى ويرجع الى يانسنز (١٩٠٩) ويشير الى تبادل مرئى فى الرفقة بين زوجى الكروماتيدات دون تحديد لطبيعة التغير وحدوثه على أى المستويين ، الانشطارى أو الاختزالى ، أو بالتأكيد دون القطع بحدوث تبادل فى الكروماتين · وقد كان اكتشاف كوبر (١٩٤٩) للكيازمات فى ذكور الدروسوفلا رغم عدم حدوث العبور بها يؤكد أنه لم يعد من المسموح به المطابقة التامة بين هاتين الظاهرتين دون أى تساؤل · وعلى هذا فان ما جرت عليه العادة من عد الكيازمات كوسيلة لايجاد الحد الأدنى لعدد التبادلات فى الكروموسوم الواحد أو فى الخلية الواحدة يفقد كثيرا من الثقة فى صحته · هذا فضلا عن أن عملية الانزلاق الطرفى تجعل تقرير المواضع الأصلية للكيازمات وعددها أمرا لا يركن اليه · ومن الناحية الأخرى فان التبادل الكروماتيدى هو النتيجة المباشرة للعبور · اى التبادل الذى يحدث بين كروماتيدتين غير شقيقتين المتبوع باعادة للالتحام فى تصالب ليعطى توافيق ارتباطية (اتحادات) جديدة ومن هذا نرى أن اكتشاف التبادلات الكروماتيدية يكون بوسائل وراثية وليس بوسائل سيتولوجية · وسيكون استعمال هذه المصطلحات فيما يلى وفقا للتعريف السابق ·

منشأ الكروماتيدات العبورية

حيث ان العبور يحدث عند ازدواج الكروموسومات طوليا وعليه فانه يقع عندما تكون الكروموسومات النظيرة المتزاوجة فى المرحلة الرباعية الخيوط فتشمل العملية الكروماتيدات لا الكروموسومات الكاملة · وهذه النظرية الفرضية التى أقامها بردجز (١٩١٦) على أساس تجريبى ، متبعا دراسة يانسنز (١٩٠٩) السيتولوجية للكيازمات ، تهيىء تفسيرا مباشرا للحقيقة المعروفة من أنه يندر أن تظهر قيمة للعبور بين جينين مرتبطين تزيد عن ٥٠٪ مهما كانت درجة انفصالهما وراثيا · وكما يدل الشكل (٤ ــ ١١) فان كلا من الطرق الأربع الممكنة للتبادل بين أية كروماتيدتين غير شقيقتين تعطى كروماتيدتين عبوريتين وكروماتيدتين غير عبوريتين (لا عبوريتين) · وعند الحصول على كروماتيدة لا عبورية فى النسل الناتج من التلقيح الاختبارى فى تجربة للعبور ، فانها قد تكون من نواتج زوج من الكروموسومات

النظيرة التى لم يقع بها تبادل وراثى أو من زوج حدث به العبور مرة واحدة أو أكثر ٠

وتختلف أنواع الكروماتيدات الناتجة من تبادل مزدوج تبعا للكيفية التى اشتركت بها الكروماتيدات فى التبادل الأول بالنسبة للكروماتيدات التى اشتركت فى التبادل الثانى ٠ وقد وضح ذلك فى الشكل (٤ ـ ١٢) ٠ ومن حصر أنواع الكروماتيدات الناتجة من العبور المزدوج يتبين أن نسبة الكروماتيدات اللاعبورية الى الأحادية العبور الى المزدوجة العبور هى ١ : ٢ : ١ ولمجردالسهولة يطلق على طرق العبور المزدوج بالتبادلات الثنائية أو الثلاثية أو الرباعية الخيوط دالا ذلك على عدد الكروماتيدات المختلفة التى اشتركت فى التبادل عند موضعى العبور ٠ وبذلك نتوقع عند حدوث العبور المزدوج نوعين من التبادل الثلاثى الخيوط ٠

واذا ما حدث فى زوج واحد من الكروموسومات أكثر من تبادلين فان العلاقات بين الكروماتيدات تصبح معقدة ولكن يمكن بيان أنها تنشأ بنسب يمكن التكهن بها (جدول ٨ ـ ١) ٠

واليك مثلا معينا يساعد فى بيان كيفية استعمال هذه الطريقة عند تحليل نتائج التجارب ٠ فقد درس بردجز وآخرون (مورجان وبردجـز وشولتز ١٩٣٥) العبور فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مستخدمين تسعة مواقع موزعة جيدا عليه بحيث تعطى ثمان مناطق يمكن اكتشاف العبور بها ٠ ويعطى الجدول (٨ ـ ٢) النتائج التى حصلوا عليها من ١٦١٣٦ ذبابة ٠

وكما أشرنا سابقا ، لا تعطى الكروماتيدات التى نحصـل عليها فى النسـل صـورة واضحـة عن التبادلات التى وقعت والتى اعطـت هـذه الكروماتيدات ٠ غير أنه يمكن تحويل بيانات العبور الى بيانات للتبادلات ، باستخدام المعلومات الخاصة بالتكرار النسبى لأنواع الكروماتيدات المتوقعة (جدول ٨ ـ ١) ٠

وباتمام ذلك (جدول ٨ ـ ٣) يصبح منشأ الفئات الكروماتيدية أكثر جلاء ونحصل على فهم أوسع عن التكرار الاجمالى للتبادلات فى كروموسوم معين ٠ وقد وجد أن التبادلات الأحادية والثنائيـة هى التى تنشـأ عنهـا

جدول ٨ ـ ١

نسب الكروماتيدات العبورية واللاعبورية الناتجة من الأنواع المختلفة من التبادلات

عدد التبادلات	التكرار النسبى للكروماتيدات الناتجة ونوعها				
	لاعبورية	مفردة العبور	ثنائية العبور	ثلاثية العبور	رباعية العبور
صفر	١				
١	١	١			
٢	١	٢	١		
٣	١	٣	٣	١	
٤	١	٤	٦	٤	١

جدول ٨ ـ ٢

ملخص بيانات بردجز عن العبور فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (مورجان وبردجز وشولتز ١٩٣٥)

نوع الكروماتيدة من حيث العبور	عدد الأفراد	النسبة المئوية للأفراد
لا عبورية	٦٦٠٧	٤٠ر٩
مفردة العبور	٧٥٥٥	٤٦ر٨
ثنائية العبور	١٩١٣	١١ر٩
ثلاثية العبور	٦١	٠ر٤
رباعية العبور	صفر	٠ر٠
الجملة	١٦١٣٦	١٠٠ر٠

جدول ٨ ـ ٣

تحليل للكروماتيدات الناتجة من بيانات بردجز عن طريق حساب عدد التبادلات التى تمثلها كل منها (وينشتين ١٩٣٦) ٠

الكروماتيدات الناتجة	طراز الكروماتيدة				النسبة المئوية لنوع التبادل
	لا عبورية	أحادية العبور	مزدوجة العبور	ثلاثية العبور	
	٦٦٠٧	٧٥٥٥	١٩١٣	٦١	
عديمة التبادل	١ ٩٠٤				٥ر٦
أحادية التبادل	½ ٣٩١٢	½ ٣٩١٢			٤٨ر٥
ثنائية التبادل	¼ ١٧٣٠	½ ٣٤٦٠	¼ ١٧٣٠		٤٢ر٩
ثلاثية التبادل	⅛ ٦١	⅜ ١٨٣	⅜ ١٨٣	⅛ ٦١	٣ر٠

الغالبية العظمى للكروماتيدات الناتجة فى حين أن عديمة التبادل والثلاثية كانت نادرة نسبيا ٠ وبالطبع فان هذه الطريقة لحساب منشأ الكروماتيدات الناتجة يبنى التنبؤ فيها على أساس فرض أن العبور بين كروماتيدتين غير شقيقتين فى أحد المواقع لا يؤثر بأية حال على الكروماتيدات فى نفس الكروموسوم التى قد يقع بينها عبور فى موقع آخر ٠ ويعرف هذا التداخل بالتداخل الكروماتيدى ٠ ولكنه ، بقدر ما تدل دراسات الدروسوفلا ، يكون غير ذى أثر ٠ وعليه لا يمكن أن يزيد العبور بين أى موقعين عن ٥٠٪ ٠ على أن هناك ما يدل على أن التداخل الكروماتيدى ذو أثر فى بعض الكائنات (انظر فيما بعد) مما يؤدى الى معدلات للعبور تزيد عن ٥٠٪ ٠

موضع العبور

لا يتسنى التحديد الدقيق لموضع العبور فى صورة أبعاد كروموسومية الا بعد أن يكون قد تم تحديد مواقع الجينات على خريطة سيتولوجية ، حيث أن الأبعاد المادية والمسافات الخريطية الوراثية ليست وحدات للقياس من التى يمكن تبادل احداها مكان الأخرى ٠ والسنترومير هو انسب المواضع لاستعماله كنقطة للارتكاز والرجوع اليها فى جميع أمثال هذه المسائل ولاسيما

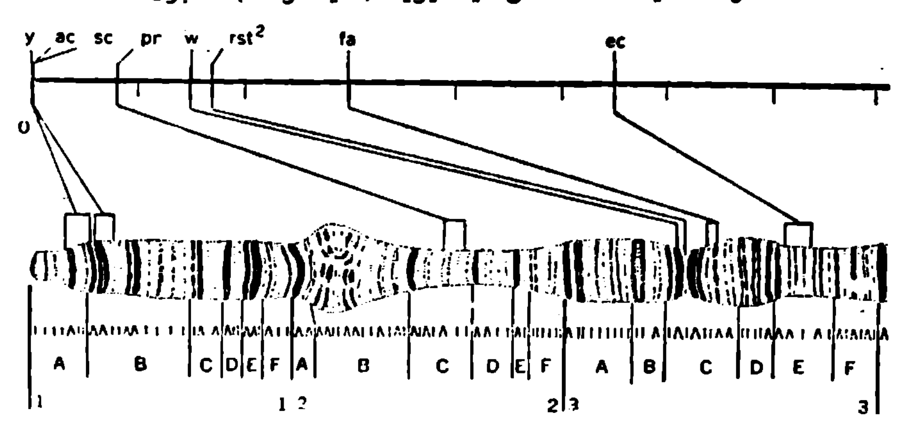
أن هنـاك من الأدلة القوية مـا يشير الى أن للسنترومير تأثيرا ملحوظا على معدل ما يحدث فى جيرته من عبور ، وكذلك بسبب أن العبور فى ناحية منه لا يؤثر فى العبور فى الناحية الأخرى • وهناك كثير من الأدلة تشير الى أن معدل العبور لوحدة الطول المادى يختلف على مدى الكروموسوم •

ويمكن بيان ذلك بطريقة تقريبية نسبيا فى الكروموسومين الثـانى والثالث فى الدروسوفلا ميلانوجاستر اذا رجعنا الى الخريطة الوراثية (شكل ٤ ـ ١٤) حيث نجد أن طول الذراع اليسرى للكروموسوم الثانى تقريبا هو ٥٥ وحدة خريطية وأن الجين قرمزى العين (pr) الذى يفصله عن السنترومير ٤ر٠ وحدة عبورية يبعد عن السنترومير بما يساوى ربع المسافة منه الى نهاية الكروموسوم قياسا على الطول الميتوزى للكروموسوم • وكذلك فان الجين أسود الجسم (b) الذى يفصله عن السنترومير ٤ر٦ من وحدات العبور نجده يشغل موضعا قريبا من منتصف الذراع • ومن هذا يتبين أن معدل العبور يزداد كلما قاربنا منتصف الذراع ويصل أعلى قيمة له فى النصف الطرفى للكروموسوم الذى يبلغ طوله الخريطى ٢ر٤٨ وحدة •

ويسرى نفس الموقف فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثالث الذىيبلغ طوله الوراثى ٥ر٥٨ وحدة فنجد أن الجين قرنفلى العين (pp) الذى يفصله عن السنترومير ٥ر١ وحدة يقع على بعد من السنترومير يقرب من سـبع الذراع • وأن الجين مشروط الصدر (sr) الذى يفصله عن السنترومير ١٤ وحدة يقع فى منتصف الذراع • وحيث ان النصف الطرفى الباقى من الذراع اليمنى يشمل ٥ر٤٤ وحدة عبورية فلابد من أن تقع معظم التبادلات فى النصف الطرفى • وقياسا على ذلك فان المواقع التى توجد ماديا متقاربة بعضها من بعض فى الأجزاء الوسطية من الأذرع تظهر فى الخرائط الوراثية أكثر تباعدا نسبيا الواحد منها عن الآخر •

ومن الواضح أنه يجب البحث عن السبب الذى ترجع اليه الفروق ، بين الخرائط الوراثية والخرائط السيتولوجية ، فى تباين التـوزيع الموضـعى للعبور ، فهو فى الدروسوفلا على الأقل أكثـر حدوثا فى أواسط الأذرع الكروموسومية منه عند نهاياتها أو منه بالقرب من السنترومير ، وعلى ذلك تقصر أو تمتد الأبعاد فى الخريطة الوراثية كلما قل أو زاد معدل حدوث العبور لكل وحدة طولية للكروموسوم •

وكذلك يمكن وضع خرائط سيتولوجية من كروموسومات الغدد اللعابية ، بيد أن هذه الخرائط يعيبها أنها لا تعطى صورة حقيقية عن الأجزاء الهتروكروماتينية الكبيرة المجاورة للسنترومرات فى الكروموسومات الرئيسية الثلاثية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • غير أن التركيب البنائى المفصل لهذا النوع من الكروموسومات يسمح بأن يكون تحديد المواقع بها أكثر دقة ، كما يجعل أيضا من الممكن تقرير ما اذا كانت هناك اختلافات موضعية فى معدلات العبور وهى دراسة تتضح استحالة اجرائها على الكروموسومات الميتوزية • ويستمد الدليل على وجود طوابع موضعية (محلية) للعبور من مقارنات الأبعاد الخريطية الوراثية مع السيتولوجيا من الموقع y الى fa فى النهاية اليسرى للكروموسوم X (جدول ٨ ــ ٤) • فمن هذه البيانات ، يتبين بجلاء أن المنطقة rst - fa مرتفعة العبور نسبيا • وأن المنطقة w-rst-fa وتتكون من أربعة أشرطة يمكن تمييزها ، وقد تكون خمسة ، لها نفس معدل العبور (٥و١٪) كالمنطقة y - pr - w التى تتكون من ٧٥ شريطا (شكل ٨ ــ ١) وليس من الواضح تماما اذا كان هذا يرجع الى ضعف ميكانيكى فى الكروموسوم ــ مثلا ، كوجود مناطق بينية هتروكروماتينية ــ أو يرجع الى اختلافات أخرى أصيلة ناشئة عن ميكانيزية (ميكانزمة) العبور •



شكل ٨ ــ ١ : خريطة كروموسومية لعابية وخريطة وراثية لجزء من الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر •

وقد وجدت ماكلنتوك (١٩٤٣) منطقة مماثلة مرتفعة فى معدل العبور فى الكروموسوم التاسع فى الذرة • فالجين ملون C (اليرون ملون)

جدول ٨ ـ ٤

مقارنة بين معدلات العبور واستخدام ذلك كدالة للمسافة (عدد الأشرطة) فى المنطقة y - fa فى الكروموسوم X ٠ عدد الأشرطة مبنى على خرائط بردجز (١٩٣٥) لكروموسومات الغدد اللعابية ٠

المنطقة	عدد الأشرطة بين الجينات	المسافة الخريطية	النسبة المئوية للعبور التى تخص كل شريط
y-pr	٥٧	٨ر٠	٠١٤ر٠
pr-w	١٨	٧ر٠	٠٣٨ر٠
w-rst	٢	٢ر٠	١ر٠
rst-fa	٢	٣ر١	٦٥ر٠

يقع على بعد ٢٦ وحدة عبورية من نهاية الذراع القصيرة لهذا الكروموسوم ويوجد فى الكروموميرة الخامسة أو السادسة من هذا الطرف ٠ ومع أن الكروموميرات متناهية الصغر فان الجين أخضر مصفر ـ ٢ (yg-2) الموجود فى الكوموميرة الطرفية يبعد ١٩ وحدة عبورية من C وهذا وحده يشير الى أن العبور داخل هذه المنطقة أعلى فى معدله للوحدة الطولية منه فى الأجزاء الأخرى من الذراع ٠ وهناك بيانات أخرى اضافية توضح ذلك بدرجة رائعة ٠ فمن الممكن الحصول على اقتضابات طرفية مختلفة لعددمن الكروموميرات فى الكروموسوم التاسع ٠ ويتراوح مدى هذه الاقتضابات من فقد الكروموميرة الطرفية فقط الى فقد عدد منها يصل الى أربعة (شكل ٦ ـ ٥) ٠ وحيث ان الكروموسومات المقتضبة لا تنتقل الى النسل عن طريق حبوب اللقاح ، ففى أى نبات خليط للاقتضاب، اذا كانالكروموسوم المقتضب يحمل الاليل السائد C والكروموسوم العادى يحمل الاليل المتنحى c فان أى كروموسوم عادى ينتقل عن طريق حبوب اللقاح حاملا الاليل السائد C لا بد وأن يكون نتيجة عبور بين الموقع C ونهاية الكروموسوم ويمكن اكتشاف ذلك بوضع حبوب اللقاح هذه على حريرة نبات أصيل للأليل المتنحى c ٠ ويمكن تعيين النسبة المئوية للعبور مباشرة مننسبة الحبوب الملونة الى الحبوب غير الملونة ٠ ويعطى الجدول (٨ ـ ٥) البيانات التى أعدت على هذا النحو ٠

جدول ٨ ـ ٥

علاقة العبور بين الموقع C ونهاية الكروموسوم واستعماله كدالة لطول منطقة العبور (ماكلنتـــوك ١٩٤٣)

نوع الاقتضـــاب	النسبة المئوية للعبور	عدد الحبوب المفحوصـــة
اقتضاب يشمل أربع كروموميرات		
قض ـ ١٢٩٧ (أ ـ ٢)	٠١٦ر٠	٦١٣٠
قض ـ ١٢٧٨ (أ ـ ٤)	٠٥٢ر٠	١٩٢٣
قض ـ ١٥٠١ (أ)	٥٢ ر٠	٥٧٤٨
قض ـ ١٥٥٩ (ب ـ ٢)	٧٢ ر٠	١٣٨٣
قض ـ ١٤٦٣ (٢)	٩٤ ر٠	٩٧٤٣
المتوسط	٤٤٩ر٠	
اقتضاب يشمل ثلاث كروموميرات		
قض ـ ١٢٦٥	٢٥ر١	٥٨٣٠
اقتضاب يشمل كروموميرتين		
قض ـ ١٥٣٣ (أ)	٠٧ر٣	٨٧٩١
اقتضاب يشمل كروموميرة ونصفا		
قض ـ ١٥٠٧	٣٣ر٨	٤٥٦٦
اقتضاب يشمل كروموميرة واحدة		
قض ـ ١٥٠٩	٠٦ر١٧	٣٨٢٦
قض ـ ١٥١٢ (د ـ٢)	١ ر٢١	١٦٣٩
المتوسط	٠٨ر١٩	

وواضح أنه كلما زاد طول القطعة الطرفية التى يمكن للعبور أن يحدث فيها زاد معدل العبور ، غير أن العلاقة ليست طولية تماما حيث ان تأثير فقد الكروموميرة الطرفية على خفض قيمة العبور كان ضئيلا (حوالى ٢٪) ، ولكن زيادة الاقتضاب ليشمل نصف الكروموميرة المجاورة أيضا يتسبب فى خفض سريع فى معدل العبور • وقد يكون هذا راجعا الى فقد قطعة يتركز بشدة حدوث العبور فيها أو قد لا يعدو أن يكون ذلك ببساطة أنها دالة على طول الكروماتين المتوافر لصالح العبور •

وتدل بيانات أخرى على أن الجين « منقوط » (Dt) يقع على مسافة سبع وحدات عبورية الى الناحية الطرفية من yg-2 ولهذا فلابد أن يكون العبور عاليا جدا داخل الكروموميرة الطرفية (رودز ١٩٤٥) • وقد بين رودز (١٩٣٩) أيضا وجود حالة مماثلة فى الكروموسوم الثانى فى الذرة واذا ما استعملت البيانات المأخوذة من الكروموسوم ، بغرض المقارنة ، فقد يبدو أن هناك فرقا كبيرا فى هذه الناحية بين الدروسوفلا والذرة • ومع ذلك فان معدل العبور فى الجزء الطرفى الأيمن من الكروموسوم الثانى فى الدروسوفلا مرتفع نسبيا وذلك للميكرون الواحد من طول كروموسوم الغدة اللعابية •

وبمجرد وصول بردجز (١٩٣٧) الى هذه النتيجة استخدم « معامل العبور » فى أجراء مقارنات بين خرائط الارتباط والأطوال فى كروموسومات الغدد اللعابية • فاذا ما قسم الطول الكلى لكروموسومات الغدة اللعابية (١١٨٠ ميكرونا) على الطول الخريطى الكلى (٢٧٩) فان النسبة المتوسطة تكون ٤ر٢ ميكرونات من الطول الكروموسومى فى الغدة اللعابية لكل وحدة خريطية والمسافة المقيسة بين مشتبك العروق (px ٥ر١٠٠) وضئيل الأشواك ٣٣أ (M33a) ٠ر١٠٨) فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثانى هى ٥ر١٨ ميكرونا مما يعطى النسبة ٥ر٢ ميكرونات لكل وحدة خريطية $\frac{١٨ر٥}{٧ر٥}$

وعلى ذلك يكون معامل العبور مساويا $١ر٧ \frac{٢ر٤}{٢ر٥}$ وللعبور أكثر استقلالا بحوالى ٧٠٪ عنه فى المجموعة الكروموسومية اجمالا • واذا ماقصرت المسافة عن ذلك لتشمل المنطقة px-bw (بنى العين ٥ر١٠٤) نجد أن ٠ر٤ وحدات خريطية تعادل ٠ر٧ ميكرونات من الطول الكروموسومى لتعطى المعامل ٤ر٢ أو ٧٥ر١ ميكرون من الطول لكل وحدة خريطية •

وبغرض اظهار الفرق ، يمكن مقارنة ظروف العبور فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثانى بما حصلنا عليه فى المنطقة y-w-rst-fa فى الكروموسوم X فطبقا لخرائط بردجز (١٩٣٥) للكروموسومات اللعابية يبلغ طول المنطقة y-w حوالى ٢٥ ميكرونا والمنطقة w - rst - fa حوالى ثلاثة ميكرونات (شكل ٨ ــ ١) وحيث ان المسافة الخريطية لكل من المنطقتين هى ٥ر١ (جدول ٨ ــ ٤) فان معامل العبور لكل منهما هو ٢٦ر٠ و ٠ر٢ على التوالى ، ومن ناحية أخرى فان الخمسة والعشرين ميكرونا التالية من الطول الكروموسومى الى يمين fa تمثل بعدا خريطيا قيمته ١٠ وحدات عبورية ومعاملا للعبور ٧ر١ ٠

ومع أنه لم يمكن للآن مقارنة الخرائط السيتولوجية مع الخرائط الوراثية بدقة وعلى مدى طولها الكامل ، فانه توجد فروق ملحوظة بكل وضوح بين معاملات العبور فى المناطق المختلفة للكروموسومات ٠ ويتبين هذا للكروموسوم X بأكمله تقريبا فى الجدول (٨ ــ ٦) ، وذلك رغم استعمال وحدة أخرى مخالفة لقياس الطول الكروموسومى ٠ الا أن مدى الثقة الذى يمكن وضعه فى طرق المقارنة هذه لا يزال أمرا مفتوحا للمناقشة ٠ ويرجع أغلب ذلك الى افتقارنا للمقارنات الدقيقة الفاصلة بين الكروموسومات الميوزية وكروموسومات الغدة اللعابية ٠

وقد درس ماذر (١٩٣٦ ، ١٩٣٨) وتشارلز (١٩٣٨) بالتفصيل الموضوعات المتصلة بتوزيع مواضع العبور فى الدروسوفلا ميلانوجاستر والميكانزمات التى تعمل على تعيين هذا التوزيع ٠ ونظرا لما يدركه ماذر من أن للسنترومير (أو الهتروكروماتين المجاور لها) تأثيرا قويا على العبور ، وأنه عند حدوث تغيرات فى العبور نتيجة لتغير الظروف الداخلية أو الخارجية فان هذه التغيرات ، بوجه عام ، أكثر ما تظهر فى منطقة السنترومير ٠ وقد استخلص مازر أن السنترومير يلعب دورا فى تحديد التوزيع الموضعى للعبور على مدى طول ذراعى الكروموسوم ٠ وعلى ذلك يكون معدل العبور فى أى منطقة فى ذراع الكروموسوم دالة لبعد هذه المنطقة عن السنترومير (الذراعان فى الاتوسومات التى على شكل V مستقلتان الواحدة منهما عن الأخرى فيما يتعلق بالعبور) ٠ وكذلك ، وبما أن ماذر يعتقد أن السنترومير يلعب الدور المحدد للعبور فقد وضع الفرض الاضافى بوجود تتابع زمنى لحدوث العبور على أنه يبدأ من السنترومير فى

جدول ٨ ـ ٦

تحديد مكان المواقع التي درست على أساس اعتبار الكروموسوم X مائة وحدة مع التوزيع التكرارى للعبور بين المواقع فى تبادلات مفردة بين الكروماتيدات الأربع فى قيم مطلقة وعلى هيئة معدل للعبور لكل ١/١٠٠ من طول الكروموسوم داخل المناطق ٠

(بيانات بردجز مأخوذة عن تشارلز ١٩٣٨)

الموقع	المكان على الخريطة الوراثية	معدل العبور للمنطقة	معدل العبور لكل ١/١٠٠ من الكروموسوم داخل المنطقة
sc	٢ر٢		
ec	١٥ر٤	٢ر٥٧	٠ر١٩٥
cv	٢٤ر٣	٦ر٤٨	٠ر٧٢٧
ct	٣١ر٣	٥ر٩٥	٠ر٨٥٠
v	٤٧ر٤	١١ر٦٣	٠ر٧٢٢
s	٦٤ر١	٧ر٤١	٠ر٤٣٢
f	٨٠ر٥	١٠ر٦٠	٠ر٦٥٨
car	٩٢ر٠	٢ر٦٠	٠ر٢٢٦
bb	٩٧ر٠	١ر٢٥	٠ر٢٥٠

الاتجــاه الطرفى ، فيتكون أولا أقرب عبور الى السنترومير ثم تتلوه حالات العبور الأخرى بالترتيب كل منها على بعد أكثر استطرافا من سابقه ٠

ويكشف تحليل تشارلز (١٩٣٨) لبيانات بردجز (جدول ٨ ـ ٦) أنه رغم وجود توزيع منتظم للتبادلات من السنترومير الى نهاية الكروموسوم فانه يوجد بالمثل توزيع منتظم لها من نهاية الكروموسوم الى السنترومير ٠ ونتيجة لذلك فانه يمكن بالمثل اعتبار الطرف الحر للكروموسوم عاملا فى تحديد توزيع العبور وابعاده ٠ ولا يجد تشارلز ما يؤيد وجود تتابع زمنى لحدوث العبور يبدأ من عند السنترومير ٠

العبور بين الكروماتيدات الشقيقة

كان من المفروض بوجه عام فى الماضى أنهلايحدثعبور بينالكروماتيدات الشقيقة أثناء الانقسام الميوزى • ومثل هذا الحدث . فى حالة الكروموسومات العصوية العادية ، يمر دون اكتشاف حيث انه لا يؤثر فى العلاقات العبورية بين الكروماتيدات غير الشقيقة • غير أنه من الممكن اكتشاف العبور بين الكروماتيدات الشقيقة فى الكروموسومات الحلقية • والى هذا الوقت فان الأدلة المستمدة من دراسات الدروسوفلا تشير الى أن هذا النوع من العبور لا يحدث •

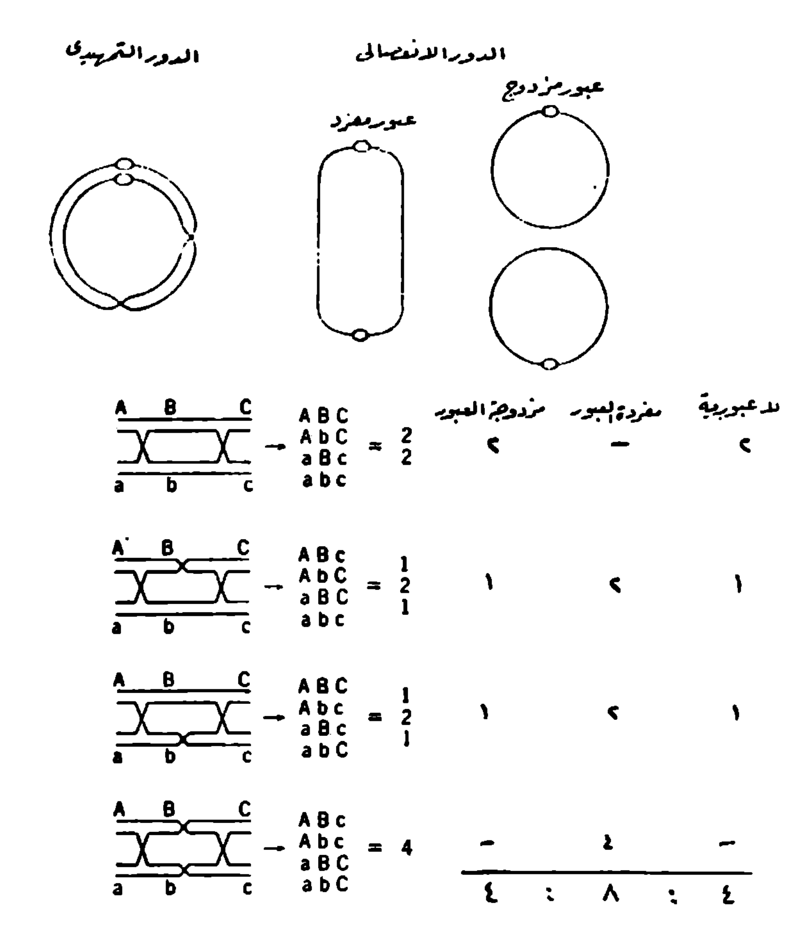
وبالرغم من وجود بيانات اضافية مدعمة مستمدة من دراسة الكروموسومات الحلقية فى الدروسوفلا (مورجان ١٩٣٣) ومن دراسة الموقع عودي B (سترتفانت ١٩٢٥ ، ١٩٢٨) ، فان الدليل الذى كثيرا ما يذكر لمعارضة النظرية الفرضية بامكان حدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة هو المستمد من معدلات التماثل الاليلى الذى ينتج من الاناث ذات كروموسومى X الملتحمين (بيدل وامرسون ١٩٣٥) • وعلى أساس التوزيعالعشوائى للعبور بين الكروماتيدات الأربع التى توجد فى كروموسومى X الملتحمين ، هناك ستة توافيق مختلفة ممكنة لحدوث العبور فى أى اثنين منها ، كماأنه لايمكن أن يتعدى معدل التماثل الاليلى ٧ر١٦٪ • أما اذا كان العبور يحدث فقط بين الكروماتيدات غير الشقيقة فان معدل التماثل يمكن أن يصل الى ٢٥٪ فى حالة حدوث تبادل واحد ، والى ٥ر١٢٪ فى حالة حدوث تبادلين ، والى ٧٥ر١٨٪ فى حالة حدوث ثلاثة تبادلات (ساكس ١٩٣٢ ب) • وقد فسرت الحقيقة بأنه يمكن أن يزيد التماثل عن ٧ر١٦ ٪ (شكل ٤ ــ ١٧) على أنها تثبت عدم حدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة أو ندرته (بيدل وامرسون ١٩٣٥) • وكما أشار شوارتز (١٩٥٣ أ ، ب) فان هذا الدليل لا يكون صحيحا الا تحت ظروف معينة • وانه على ضوء بيانات مستمدة من دراسة على كروموسومات حلقية فى الذرة يبدو أن من اللازم تنقيح آرائنا الخاصة بحدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة • وبالاضافة الى ذلك اقترح شوارتز (١٩٥٤) أنه يمكن تفسير العبور الميتوزى فى اناث الدروسوفلا ذات كروموسومى X الملتحمين على أساس حدوث عبور بين كروماتيدات شقيقة الى جانب عبور بين كروماتيدات غير شقيقة • غير أن براون وولشونز

(١٩٥٥) لم يتمكنا من تأكيد بيانات شوارتز وعلى ذلك تبقى النظرية الفرضية موضع شك ٠

وفى الدروسوفلا لم يظهر عبور بين الكروماتيدات الشقيقة عند دراسة حالة خليطة لكروموسوم X حلقى مع آخر عصوى (مورجان ١٩٣٣) حيث انه لو حدث عبور بين الكروماتيدات الشقيقة للكروموسوم الحلقى لنتجت حلقات ثنائية السنترومير ومتضاعفة الحجم تستبعد أثناء عملية تكوين البيضات كما يحدث تماما لجسر الانقلاب (شكل ٨ ـ ٢) ٠ ويجب أن يؤدى هذا الى نقص عدد الكروموسومات الحلقية اللاعبورية التى نحصل عليها فى النسل ٠ ولكن حيث ان مورجان قد وجد أن تكرار الكروموسومات الحلقية اللاعبورية معادل لتكرار الكروموسومات العصوية اللاعبورية فهذا يؤدى الى الاستخلاص بأن مثل هذا العبور لم يحدث ٠

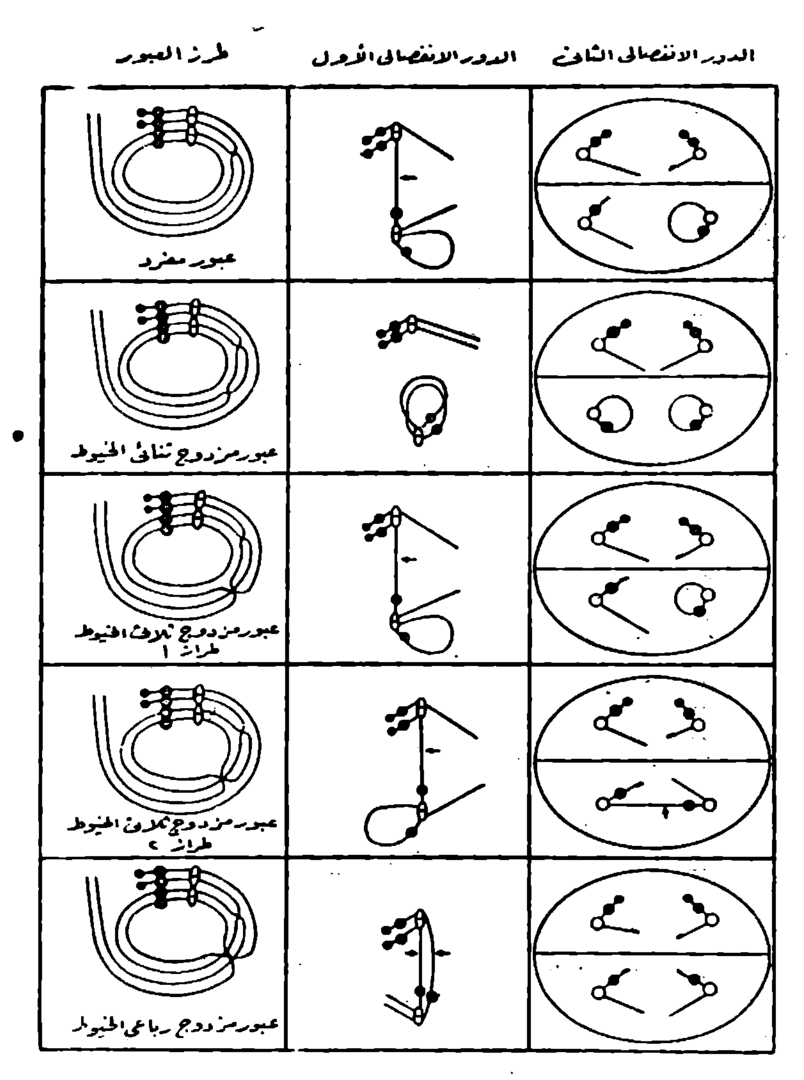
والدراسات المستفيضة التى أجرتها ماكلنتوك (١٩٣٨ أ ، ١٩٤١ أ ، ب) على الكروموسومات الحلقية فى الذرة وكذلك بيانات برافر وبلونت (١٩٥٠) عن كروموسومات X الحلقية فى الدروسوفلا تدل على حدوث الحلقات الثنائية السنترومير والمتضاعفة الحجم فى الخلايا الجسمية على الأقل ، وهناك الاحتمال فى أنها قد نشأت من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة ٠ غير أنه من الواضح أنها يمكن أن تنشأ أيضا من انقسام أو تكاثر كروموسوم حلقى به التواء فى الخيط الأصلى وعلى هـذا النحـو يمكن أن ينظـر الى الكروموسوم كحلقة موابيوس التى يتصـل فيها الوجه الداخلى بالوجـه الخارجى بسبب الالتواء النصفى الموجود بالخيط ٠

على أن شوارتز (١٩٥٣ أ) قدم ما يبدو أنه دليل معقول على أن العبور بين الخيوط الشقيقة يحدث فعلا فى الخلايا الميوزية فى الذرة وذلك فى نبات يحتوى على كروموسوم حلقى (مستمد من الكروموسوم السادس بكامل طوله تقريبا) فى حالة خليطه مع نظيره الكروموسوم العصوى ٠ فعند حدوث عبور مفرد بين الخيوط غير الشقيقة فى الوحدة المكونة من الكروموسـوم الحلقى ونظيره العصوى يتكون فى الطور الانفصالى الأول جسر كروماتينى غير مصحوب بكسرة ٠ وعند حدوث تبادلين فى هذه الوحدة فان التشكيلات التى تظهر فى الدورين الانفصاليين الأول والثانى تتوقف على اذا ما كان العبور المزدوج من الطراز الثنائى أو الثلاثى أو الرباعى للخيوط المشتركة فى العبور



شكل ٨ ـ ٢ : نتائج وقوع أعداد فردية واعداد زوجية من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة فى كروموسوم حلقى (أعلى) ، والعلاقة بين الكروماتيدات اللاعبورية الى العبورية عندما يصحب وقوع الأعداد الفردية والأعداد الزوجية من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة وقوع عبور مزدوج ثنائى الخيوط (أسفل) • قارن نسب الكروماتيدات اللاعبورية الى المفردة العبور الى المزدوجة العبور (٤ : ٨ : ٤) مع النسب الموجودة بشكل ٤ ـ ١٢ •

فى التبادلين (شكل ٨ ـ ٣) • وعلى فرض عدم وجود تداخل كروماتيدى لحدوث العبور ، وأن طرز العبور المزدوج تحدث بمعدلات متساوية ، فان معدلات الجسور الكروماتينية التى تتكون فى كل من الدورين الانفصاليين الأول والثانى تهيىء مفتاحا لمغاليق الأحداث التى وقعت وقت حدوث العبور •



شكل ٨ ـ ٣ : تشكيلات الدور الانفصالى التى تنتج من عبور بين كروموسوم حلقى ونظيره العصوى (كروموسوم ٦ فى الذرة) • تشير الأسهم الى مواضع انفصام الجسور فى الدور الانفصالى بينما تدل النهايات المتعرجة على مواضع الانفصام الحديثة فى الجسر •

وهكذا ، يجب أن نحصل من الطرز الأربعة للعبور المزدوج على معدل من الجسور الفردية فى الدور الانفصالى الثانى (من الطراز الثانى لثلاثى الخيوط) مساويا لمعدل الجسور المزدوجة فى الدور الانفصالى الأول (من العبور المزدوج رباعي الخيوط) • وتدل البيانات الواردة فى جدول ٨ ـ ٧

على أن هذه المساواة غير موجودة حيث ان الفرق كان فى مصلحة الجسور المفردة فى الدور الانفصالى الثانى اذ كانت تقريباً ثلاثة أمثال الطراز الآخر ـ وبالاضافة الى ذلك فان ٥٩٪ من خلايا الدور الانفصالى الأول أعطت جسورا مفردة • وهذه تنشأ من العبور المفرد ومن كلا طرازى العبور المزدوج الثلاثى الخيوط • فاذا كانت الطرز الأربعة للعبور المزدوج تتكون بمعدلات متساوية ، أى اذا لم يكن هناك تداخل كروماتيدى ، فان معدل الجسور المفردة فى الدور الانفصالى الأول والتى تنشأ من طرز العبور المزدوج ثلاثى الخيوط يجب أن يكون ضعف معدل الجسور المزدوجة فى الدور الانفصالى الأول والتى تنشأ من طرز العبور المزدوج أو ٢٦٪ (١٣٪ × ٢) • وهذا يترك ٣٣٪ من الجسور المفردة فى الدور الانفصالى الأول تعزى الى العبور المفرد •

جدول ٨ ـ ٧

التشكيلات التى شوهدت فى دور الانفصال الميوزى فى سلالة من الذرة خليطة لكروموسوم حلقى ونظيره العصوى •

(شوارتز ١٩٣٥ أ)

	الدور الانفصالى الأول				الدور الانفصالى الثانى			
	جسور مفردة	جسور مزدوجة	دون جسور	المجموع	جسور مفردة	جسور مزدوجة	دون جسور	المجموع
عدد الخلايا	٣٦٨	٨١	١٧١	٦٢٠	١٦٦	٤٧	٢٦٢	٤٧٥
النسبة المئوية	٥٩	١٣	٢٨	١٠٠	٣٥	١٠	٥٥	١٠٠

وعلى أساس أن العبور بين الخيوط الشقيقة كثير الحدوث وأن التبادل المفرد بين الخيوط غير الشقيقة المصحوب بعدد فردى من التبـادلات بين الخيوط الشقيقة يعطى أيضا جسورا مفردة فى الدور الانفصالى الثانى بينما لا يمكن اكتشاف المصحوب منها بعدد زوجى من هذه التبادلات ، قدر شوارتز حسابيا أن نصف هذه الخلايا (٥ر١٦٪) يعطى جسورا مفردة فى الدور الانفصالى الثانى وباضافة هذه الى النسبة ١٣٪ الناتجة من الطراز الثانى للعبور

المزدوج ثلاثى الخيوط تبلغ النسبة ٥ر٢٩٪ وهى لا تختلف كثيرا عن النسبة ٣٥٪ المشاهدة . والعبور بين الخيوط الشقيقة المصحوب بعبور مزدوج بين خيوط غير شقيقة لا يؤثر فى معدلات الجسور فى الدورين الانفصاليين الأول أو الثانى (شكل ٨ ـ ٢) وعلى ذلك يمكن اغفالها .

والسؤال الذى مازال باقيا فى حاجة الى الاجابة هو : هل مثل هذا العبور يحدث بين الخيوط الشقيقة للكروموسومات العصوية العادية أو هل هو خاص بالكروموسومات الحلقية فى الذرة وكروموسومات X الملتحمة فى الدروسوفلا ؟ فاذا كان الأمر كذلك فلربما توفر ظروف سلوك الكروموسومات الحلقية حلا لميكانزم العبور وهذا موضوع سنبحثه فيما بعد فى هذا الباب .

العوامل التى تؤثر فى العبور

عرف مبكرا أن العبور ظاهرة عرضة للتغير تتأثر بعدد من العوامل البيئية . فيجب اذا أن توضع الخرائط الوراثية على أساس ما يحدث من العبور تحت ظروف محددة معينة . ولا يتسنى ذلك الا مع كائنات يمكن تربيتها الى البلوغ تحت ظروف معملية محكومة . والدروسوفلا الى اليوم ، هى الكائن الوحيد الذى تسنى أن يقدم مثل هذه المعلومات الدقيقة . فقدحسبت المسافات الخريطية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر من بيانات جمعت منأفراد ربيت على درجة حرارة ٢٥° م . وهذا ممكن أيضا مع عفن الخبز ، النيوروسبورا غير أن البيانات التى جمعت منها لم تبلغ بعد درجة الاستفاضة والشمول التى وصلت اليها فى الدروسوفلا .

وكانت العوامل الخارجية والداخلية التى تحكم درجة العبور محل دراسات كثيرة . ويجب حتما أن تكون جميع النتائج التى أحرزت محلا للاعتبار حين وضع أية نظرية فرضية لتفسير ميكانزم العبور .

تأثير الجنس

من المعروف جيدا ، أنه باستثناء بعض الظروف التجريبية غير العادية

أن العبور لا يحدث فى ذكور الدروسوفلا ميلانوجاستر (هويتنجهيل ١٩٣٧ ، ١٩٤٧) • ونفس الأمر صحيح مع أنثى دودة الحرير ، بومبيكس موراى • أما فى الكائنات التى يحدث فيها العبور بانتظام فى كلا الجنسين ، فـان نسبة الاتحادات الجديدة بين اى جينين قد تكون واحدة فى الجنسين (أو فى المتك والمبايض) كما فى البسلة أو أعلى فى الاناث منها فى الذكور كما فى الفأر والجرز (د ن ١٩٢٠ ، كاسل ١٩٣٥) • أو أعلى فى الذكور منها فى الاناث كما فى الحمام (هولاندر ١٩٣٨) • وقد أشار هالدين (١٩٢٢) الى أنه حيثما تظهـر فروق بين الجنسين فى الارتبـاط ، فان الجنس المختلف الجاميطات يكون هو الجنس الذى يقل فيه معدل العبور أو يغيب كلية • ويؤيد هـذا البيانات المعروفة فى الحيوانات التى أمكـن معـرفة النظـام الكروموسومى للجنس بها •

وللبيانات المستمدة من دراسات الارتباط فى الكروموسوم الخامس فى الذرة أهمية خاصة • ويرجع ذلك الى طبيعة النبات الخنثية (الأحادية المسكن) (رودز ١٩٤١ ب) ومع أن البيانات (جدول ٨ ـ ٨) أخذت من الزهور المذكرة (الطلعية) والزهور المؤنثة (المتاعية) لنفس النبات ، فانه يجب أن ندرك أن الظـروف البيئية عند حدوث العبور ليست محـكومة حيث ان الانقسام الميوزى لا يحدث فى نفس الوقت • والتركيب الجينى والمواقع الخريطية للكروموسوم الخامس هى كالآتى :

a_2	bm	bt	pr
صفر	٦	٨	٣١

مـع وجـود السـنترومير بالقـرب من bm وبينه وبين bt • ومـن الواضح أن العبور فى جميع المناطق التى درست كان أعلى من الخلايا الأمية البوغية المذكرة (الصغيرة) عنه فى المؤنثة (الكبيرة) • وهناك أيضـا ما يشير بقوة الى أن المناطق المجاورة للسنترومير تعرض نسبة مئوية أكبر لارتفاع العبور • وقد يعزى ذلك الى الطبيعة البكنوزية للمنطقة السنتروميرية فى الكروموسوم الخامس حيث أن عددا من الدراسات قد وفرت بيانات تشير الى أن العبور فى المناطق الهتروكروماتينية أو بالقرب منها يتأثر بالتغيرات البيئية بدرجة أكبر منه فى المناطق اليوكروماتينية •

جدول ٨ - ٨

ملخص بيانات العبور فى الكروموسوم الخامس فى الذرة ، تقع السنترومير بين الجينين bm و bt (رودز ١٩٤١ ب) ٠

الجنس (الخلايا الأمية البوغية)	النسبة المئوية للعبور			
	a_2-bt	bt-pr	a_2-bm	bm-pr
المذكرة (الصغيرة)	١٦ر٥	٣٥ر٤	١٥ر٦	٣٣ر٨
المؤنثة (الكبيرة)	٩ر٧	٣٠ر٣	٩ر١	٢٤ر٤

ولا يعرف على وجه التأكيد المدى الذى قد تصل اليه فروق الارتباط بين الخلايا الجنسية (البوغية) فى الذرة ، فى الكروموسومات الأخرى ٠ فلا تظهر فروق (جنسية) (بوغية) فى المنطقة Su - Tu فى الكروموسوم الرابع والمنطقة Lg - B فى الكروموسوم الثانى وثلاث مناطق فىالكروموسوم الثانى وثلاث مناطق فى الكروموسوم العاشر فى حين تباينت التقارير عن المنطقة C - Sh فى الكروموسوم التاسع فكان معدل الاتحادات الجديدة فى الخلايا الأنثوية الأمية (للأبواغ الكبيرة) بمقارنتها مع الذكرية الأمية (للأبواغ الصغيرة) أعلى أو أقل أو متطابقة (رودز ١٩٤١ ب) ٠ ومعذلك فليس أى من هذه المناطق قريبا بشكل واضح من السنترومير ٠ وبما أن العمليات الميوزية وبالتالى العبور لا يجريان فى وقت واحد فى متك ومبايض نباتات الذرة حيث ان عملية تكوين الأبواغ الصغيرة تسبق عملية تكوين الأبواغ الكبيرة - فلا يمكن القطع تماما اذا ما كانت فروق الارتباط التى أبلغت تعزى الى عوامل داخلية أم خارجية ٠

تاثير العمر

أوضح بردجز مبكرا (١٩١٥) أن معدل العبور فى الدروسوفلا ميلانوجاستر يختلف بشكل واضح مع اختلاف عمر الأنثى ٠ فقد جمع البيض طوال مدد ثلاث ، كل منها عشرة أيام ، وكانت المنطقة التى اختبرت هى

المنطقة b - pr من الكروموسوم الثانى • ويقع هذان الجينان طبقا لخريطة بردجز الوراثية على بعد ست وحدات خريطية من بعضهما • وقد كشفت بيانات الاتحادات الجديدة لفترة الايام العشرة الأولى معدلا للعبور يبلغ ٩ر٥٪ ، والذى انخفض خلال فترة الأيام العشرة الثانية الى ٨ر١٪ والذى ارتفع ثانية الى ٨ر٣٪ خلال فترة الأيام العشرة الثالثة • وبذلك يكون تكوين الاتحادات الجديدة قد بدأ بمعدل عال تبعه انخفاض واضح ثم وجد ارتفاع عال آخر عقب ذلك •

ومما تجدر ملاحظته أن المنطقة الوراثية التى اختبرت تقع بالقرب من السنترومير الذى يحتل موقعه فى وسط الكروموسوم الثانى • وقد أمكن فى الكروموسومات الرئيسية الثلاثة فى الدروسوفلا (بردجز ١٩١٥ ، ١٩٢٧ ، بلاو ١٩١٧ ، ١٩٢١ ، سترن ١٩٢٦ ، بيرجنر ١٩٢٨) بيان أن هذه المنطقة حساسة بوجه خاص لتأثيرات العمر • كما كان لدراسة بردجز (١٩٢٧) للكروموسوم الثالث أهمية خاصة حيث استخدم فيها الكروموسوم جميعه بعد وسمه على مدى طوله بطريقة مناسبة وبذلك تمكن من تحليل العبور المتعدد وكذلك النسب المئوية الكلية للاتحادات الجديدة •

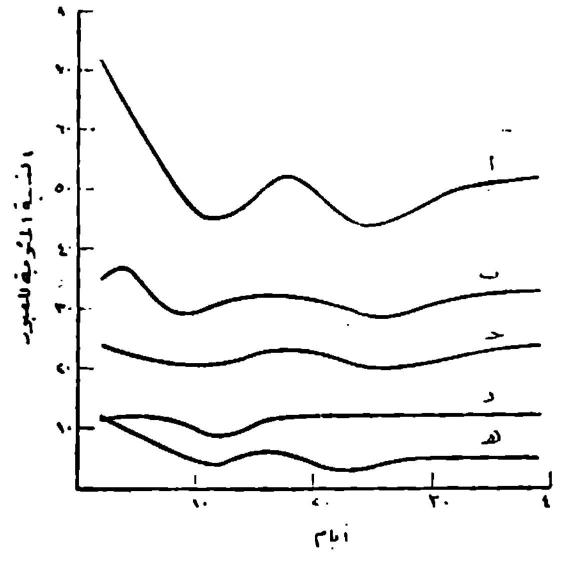
وقد رسم الكروموسوم المستعمل على النحو التالى :

ru	h	D	st	p^p	ss	e^s
صفر	٥ر٢٦	٠ر٤١	٠ر٤٤	٠ر٤٨	٥ر٥٨	٧ر٧٠

ويمتد جزء كبير من الذراع اليسرى للكروموسوم الثالث فيما بعد e^s (فحمى)فى حين يقع ru (خشيشن العيون) فى الطرف البعيد للذراع اليمنى ويحتل السنترومير موضعه بين st (أحمر قرمزى) وبين p^p (خوخى) • والشكل ٨ ــ ٤ يعطى النسب المئوية للاتحادات الجديدة لمناطق عبور معينة • وبعد حساب القيم الكلية للاتحادات الجديدة تبين وجود زمنين يصل فيهما العبور الى الحد الأدنى ، الأول منهما بعد حوالى ١١ يوما تقريبا والثانى بعد ٢٥ يوما • ويمكن استيعاب وتقدير التباين فى قيمة العبور داخل المناطق الكروموسومية المختلفة اذا ما اختزلنا البيانات فى صورة نسب مئوية للتناقص • وأيضا عند حسابها فى صورة فرق مئوى بين القيمة الاولى المرتفعة وبين الحد الأدنى الأول (جدول ٨ ــ ٩) •

وتحتوى المنطقة $st-p^{p}$ السنترومير ويظهر بها أعلى تأثـــير للعمر وتقع كل من المنطقتين p^{p}_{p-ss} و D-st على جانبى الســنترومير وبالقرب منها وبالمقارنة تظهران تناقصا كبيرا ، بينما تظهر المنطقتـــان ru-h , ru-D اللتـــان فى نهـاية الذراع الـكروموســومية أقـل تأثير ٠

وواضح أن أثر العمر هو الاقلال بصفة عامة من السهولة التى يجرى بها العبور ، فهل هو يؤثر أيضا على التوزيع الموضعى للعبور أو على المسافات بين مواقع العبور المتتابعة (طول السلامية) ؟ وقد أوضح بردجز أن طول السلامية يختلف الى درجة كبيرة ، فمثلا فى المنطقة ru-h فى فترة العمر الأولى المرتفعة كان ٣٤٫٨٪ من ١٨٧ عبورا حدثت متوافقة مع عبورات أخرى (مزدوجة) أما الباقى فكانت عبورات مفردة ٠ وفى الفترة الدنيا الأولى كان ١٢٪ فقط من ٢٨١ عبورا متوافقة أيضا ٠ ولهـذا يتضح أن متوسط البعد الخريطى بين العبورات المزدوجة أكبر كثيرا عند الفترة الدنيا الأولى منه عند الفترة الابتدائية المرتفعة ٠



شكل ٨ ــ ٤ معدل العبور فى الكروموسوم الثالث فى الدروسوفلا ميلانوجاستر كدالة لعمر الانثى ٠ (أ) المعدل الكلى للعبور ٠ (ب) المعدل فى المنطقة ru-D (جـ) فى المنطقة ru-D (د) تمثل المعدل فى كل من المنطقتين h-D و $sr-e^{s}$ وهما فى الذراعين اليسرى واليمنى على الترتيب وعلى بعد متساو تقريبا من السنترومير ٠ (هـ) فى المنطقة $P^{p}-ss$ الشكل العام للمنحنيات متشابه فيما عدا أن الانخفاض فى معدل العبور فى (ب) حدث عند اليوم التاسع بدلا من حدوثه عند اليوم الحادى عشر ٠

جدول ٨ ـ ٩

تباين العبور فى الكروموسوم الثالث فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مع تقدم العمر .

(بردجـز ١٩٢٧)

المنطقـة	نسب مئوية للعبـــور الفترة الابتدائية العليا ـ الفترة الدنيا الاولى	النسبة المئوية للنقص
$st - P^{p}$	٦ر٥ – ٥ر٠ = ١ر٥	٩١
$P^{p} - ss$	٤ر١٣ – ٤ر٢ = ٩ر٢	٦٩
D - st	٧ر١ – ٦ر٠ = ١ر ١	٦٥
المجمـوع	٧ر٧١ – ٧ر٤٥ = ٠ر٢٦	٣٦
h - D	٧ر١٢ – ٤ر٨ = ٣ر٤	٣٤
ss - e*	٨ر١٢ – ٨ر٨ = ٠ر٤	٣١
ru - D	١ر٣٦ – ٨ر٢٩ = ٣ر٦	١٧
ru - h	٦ر٢٥ – ٢ر٢١ = ٤ر٤	١٧

تاثير الحرارة

بين بلاو (١٩١٧) وسترن (١٩٢٦) أن الحرارة شأنها فى ذلك شأن زيادة العمر ، تؤثر الى درجة كبيرة على معدل العبور ، ويكون التاثير على أشده فى المنطقة المجاورة للسنترومير . وقد استخدم بلاو فى تجاربه الكروموسوم الثانى الموسوم كالآتى :

c	pr	b
٥ر٧٥	٥ر٥٤	٥ر٤٨

وتقع السنترومير بالقرب جدا من pr والى اليمين · وقد أعطت الحشرات التى ربيت على سلسلة من درجات الحرارة البيانات المدرجة فى جدول ٨ ــ ١٠

جدول ٨ ــ ١٠

اختلاف العبور فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (الكروموسوم الثانى) تبعا لدرجة الحـرارة (بلاو ١٩١٧)

درجات الحرارة (مئوية)	عدد الحشرات	النسب المئوية للعبور b - pr	النسب المئوية للعبور pr - c
٩	٩٩٥	١٣ر٦	٢٥ر٨
١٣	٣٩٧٢	١٧ر٥	٢٧ر٢
١٧ر٥	٢٨٧٠	٨ر٢	٢٣ر٠
٢٢	١٥٠٠٠	٦ر٠	١٩ر٦
٢٩	٤٢٦٩	٨ر٧	٢٢ر٥
٣١	٣٥٤٧	١٨ر٢	٢٦ر٧
٣٢	٤٣٧٦	١٥ر٤	٢٦ر٥

ويمكن أن يرى بكل وضوح أن المنطقتين اللتين درستا تعرضان نفس الاتجاه العام ، غير أن المنطقة b - pr كانت أعظمهما تأثرا بسبب قربها من السنترومير · وواضح أن الظاهرة ليست مجرد تفاعل كيميائى بسيط يتبع قانون فانت هوف حيث ينتظر زيادة مقدارها ٢ لكل ارتفاع عشر درجات مئوية فى الحرارة (ك١٠ = ٢) · ولكى يتحقق بلاو بدرجة أدق من وقت تأثير الحرارة وصلته بعملية تكوين البيضة ، فقد نوع درجات الحرارة خلال زمن الفقس والتربية · فاذا كانت الاناث قد عرضت لدرجات مرتفعة من الحرارة قبل الفقس أظهر الجزء الأول من نسلها (حوالى ١٤٠) أثر ارتفاع فى معدل العبور · ولكن اذا كان التعريض لم يبدأ الا بعد خروجها من العذراء فان

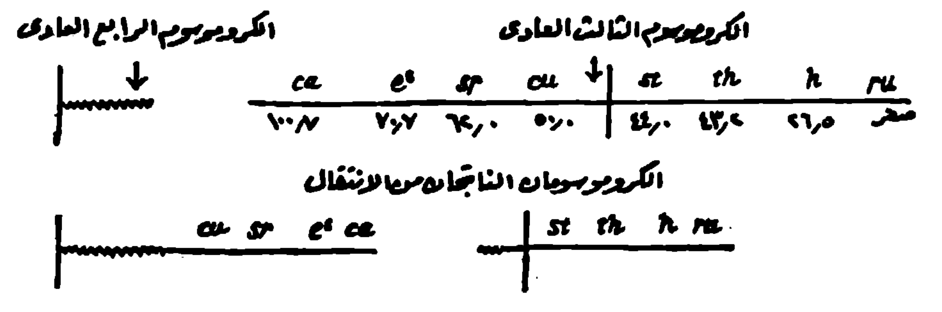
التأثير لا يظهر فى النسل الا بعد أن يتم وضع ٢٥٠ بيضة تقريبا ٠ وهكذا أمكن وراثيا بتجزئة أوقات التعويض للحرارة ودفعات البيض المتعاقبة أن يشار الى الفترة المبكرة من عملية تكوين البيضات على أنها الوقت الذى يحدث فيه العبور ٠ وقد تم منذ ذلك الحين بالطبع تحقيق ذلك سيتولوجيا بكل جلاء ٠

ومما يدعو الى العجب أن بلاو لم يستطع أن يحصل على أثر للحرارة على العبور فى الكروموسوم X ٠ ولم يكن يعرف وقتذاك تأثير السنترومير على العبور وكان أقرب جين الى السنترومير أستخدمه بلاو هو «متفرع الأشواك» uf وموقعه ٥٦٫٧ الذى يبعد حوالى عشر وحدات تقريبا عن السنترومير ٠ ولم يكن من المستطاع تبين أثر ملحوظ للحرارة حيث ان هذا التأثير يميل الى التناقص كلما زاد بعد الجينات التى تدخل فى الدراسة عن السنترومير ولكن تمكن سترن بعد ذلك (١٩٢٦) من بيان أن الكروموسوم X يسلك كالكروموسوم الثانى فى تأثره بالعمر والحرارة ٠ غير أن التأثير كان فى المنطقة عودى ــ قصير الأشواك (bb-B) التى تلى السنترومير مباشرة ٠

تأثير السنترومير

تشير الدراسات التى بحثناها آنفا الى السنترومير كمنطقة شديدة التباين فيما يتعلق بالعبور ٠ فهل هذا بسبب أن السنترومير يحكم العبور وأن هذه السيطرة حساسة للعمر والحرارة ؟ أو أن هــذا التباين يتصــل بالأجــزاء الهتروكروماتينية الكبيرة نوعا المجاورة للسنترومير والتى توجد فى جميع الكروموسومات الرئيسية فى الدروسوفلا ؟ ٠

ويستدل على تأثير السنترومير على العبــور من تجارب الدروســوفلا التى أجراها بيدل (١٩٣٢) وجروبارد (١٩٣٢) ٠ وقد استخدم الأول انتقالا متبادلا يشمل الكروموسومين الثالث والرابع حصل عليه بعد ذلك



فى الحالة المتماثلة • وكانت التغيرات التى حدثت كما يلى وقد مثل السنترومير بخط رأسى والى مواضع حدوث التبادل بأسهم :

ونتيجة للانتقال بقيت الجينات من ru الى st دون تغيرفيمواضعها بالنسبة الى سنترومير الكروموسوم الثالث ، بينما انتقلت باقى الجينات وبالاخص cu الى مكان قريب من سنترومير الكروموسوم الرابع • ويتبين تأثير هذا الوضع الجديد على العبور من التخطيط التالى والمبين به النسب المئوية للعبور بين الجينات :

عادى: ca — e^s — sr — cu — st — th — h — ru
٣٥,٠ — ١١,٦ — ١٣,٣ — ٦,٢ — ٠,٤ — ٢١,٣ — ٢٧,٥

انتقال متماثل: ca — e^s — sr — cu | | st — th — h — ru
٣٢,٢ — ٢,٨ — ٠,٩ | | ٠,٨ — ٢١,٢ — ٢٩,١

وقد بقيت النسب المئوية للعبور فى المناطق المتتابعة من ru الى st دون تغير أساسى ، فى حين تسبب انتقال cu الى مكان قريب جدا من سنترومير الكروموسوم الرابع الى خفض معدل العبور فى المنطقتين cu - sr

و $sr - e^s$ بدرجة ملحوظة • أما المنطقة $e^s - ca$ فلكونها فى الجزء الطرفى للذراع فانها قد أظهرت تغيرا طفيفا • ومن الجلى آن القرب من السنترومير يغير من معدل العبور كما أنه من الواضح أن تجمع الجينات على الخرائط الوراثية الممثلة للكروموسومات X والثانى والثالث لا يعنى أن هذه الجينات أقرب فعلا (ماديا) بعضها من بعض ، بل بكل بساطة أن العبور منخفض فى هذه الأمكنة • وقد آكد جروبارد (١٩٣٢ ، ١٩٣٤) نتائج بيدل عن طريق الاستعانة بانقلاب حتى أصبح من الواضح تماما أن مواضع الجينات وليست الجينات ذاتها هى التى تحدد معدل العبور •

تأثير الهتروكروماتين

حاول ماذر (١٩٣٩) أن يقرر اذا ما كان تباين العبور فى المواضع القريبة من السنترومير تحكمه ، بأى وجه من الوجوه ، كتل الهتروكروماتين

الكبيرة نوعا والمعروف أنها توجد فى المناطق السنتروميرية لكل الكروموسومات الرئيسية فى الدروسوفلا • وقد أجريت التجربة على أحـد كروموسومات X ، وقد أدمج فيه فى وضـع وسطى منه قطعة من الهتروكروماتين • وقد دلت البيانات الناتجة ، رغم أنها غير قاطعة ، على أن الهتروكروماتين أشد من اليوكروماتين فى عدم الثبات فى استجابته للتغيرات البيئية • على أنه يجب ملاحظة أن جميع المناطق الأخرى التى أظهرت اختلافا فى التجاوب للعمر والحرارة تقع بكل وضوح فى مناطق يوكروماتينية ولو أنها على حدود الهتروكروماتين وذلك باستثناء الجين bb فى الكروموسوم X الذى يقع داخل الهتروكروماتين •

تاثير الكروموسومات فيما بينها

باستثناء النظرية التى اقترحها بللنج فان جميع النظريات الحاضرة مبنية على اعتبارات ميكانيكية • وكلهـا تتضمن أن العبـور فى زوج من الكروموسومات مستقل عن العبور الذى يحـدث فى نفس الوقت فيما بين الكروموسومات النظيرة الأخرى • غير أن سترتفانت قد أشار من وقت مبكر (١٩١٩) الى أن الأمر ليس كذلك ، فالتناقص فى العبور بين نظيرى زوج من الكروموسومات ، بسبب وجود انقلاب خليط ، يرفع معدل العبور فى الأزواج الأخرى من الكروموسومات غير المتصلة به والتى فى نفس الخلية • ولهذا فالأمر يبدو كما لو كانت هناك كمية معينة من الطاقة الكامنة تتوافر للعبور فى كل خلية ميوزية • فاذا لم يستعمل زوج من الكروموسومات النظيرة النصيب الكامل المخصص له منها ، أمكن للأزواج الأخرى السحب من الاحتياطى لتزيد من معدل العبور لها • وقد وضع شولتز وردفيلد (انظر مورجان وبردجز وشولتز ١٩٣٢ ، ١٩٣٣) وجلاس (١٩٣٣) ، الأولون مستقلون فى عملهم عن الأخير ، العـلاقة العبورية التى بين الكروموسومات غير النظيرية على أساس كمى الى حد ما فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • كما بين ماك نايت (١٩٣٧) أن تأثيرا مماثلا يوجد أيضا فى الدروسوفلا سودو أبسكيورا ، بيد أنه لا يوجد ما يؤيد ذلك فى الكائنات الأخرى •

وسوف تستخدم هنا بيانات شولتز وردفيلد لتوضيـح هذه الظاهرة فقد درسا العبور فى الكروموسوم الثانى فى نفس الوقت الذى كان فيـه العبور منخفضا فى الكروموسومات التالية : (١) فى الـكروموسوم X

بسبب الانقلاب ClB (٢) فى الكروموسوم الثابت بسبب الانقلاب المعروف باسم « باين » . (٣) فى كل من الكروموسوم X والكروموسوم الثالث بسبب وجود الانقلابين ClB وباين فى نفس الوقت . ومدرج بالجدول ٨ ـ ١١ النتائج التى حصلا عليها .

ويلاحظ أن الانقلاب ClB كان فى فاعليته أشد نوعا ما من الانقلاب

جدول ٨ ـ ١١

العبور فى الكروموسوم الثانى للدروسوفلا ميلانوجاستر بعد تغيره بسبب وجود الانقلابين ClB وباين (شولتز وردفيلد عن مورجان وبردجز وشولتز (١٩٣٣) .

السلالات	عدد الذباب	المناطق التى اختبرت (النسب المئوية للعبور)						مجموع معدلات العبور
		al - ap	ap - b	b - pr	pr - c	c - px	px - sp	
المقارنة	٢٨٩٤	١٠ر٣	٢٧ر٧	٣ر٥	١٦ر٢	٢٠ر٠	٣ر٥	٨٠ر٢
ClB	١٧٧٦	١٢ر٤	٢٩ر٠	٩ر٣	٢١ر٧	٢٣ر٥	٥ر٩	١٠١ر٨
Payne	٢٥١٩	١٤ر٢	٢٩ر٧	٥ر٨	١٨ر٩	٢٥ر٣	٦ر٠	٩٩ر٩
ClB+Payne	١٦٥٢	١٨ر٥	٣٧ر٣	١٢ر٤	٣١ر٧	٢٩ر٩	٧ر٨	١٣٧ر٦

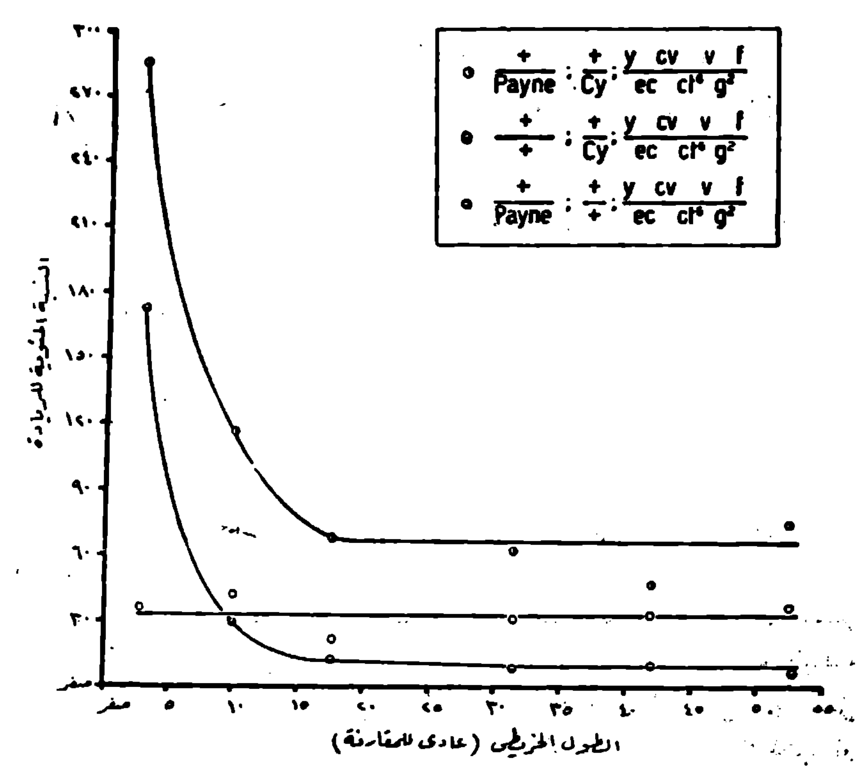
باين فى زيادة مجموع معدلات العبور فى الكروموسوم الثانى ولكن ذلك ناشىء عن طريق الزيادة الكبيرة فى المنطقتين b - pr و pr - c المجاورتين للسنترومير . وكان التأثير الناتج عن وجود الانقلابين معا فى الخلية فى نفس الوقت من النوع التراكمى . ومن الأهمية أن نشير الى أنه خلافا لتأثيرات العمر والحرارة فان التأثيرات فيما بين الكروموسومات قد ظهرت فى جميع المواضع حتى فى النهايات البعيدة للأذرع فظهرت بالجينين px و sp وهما على بعدى ٤٥ر٥ و ٥٢ وحدة خريطية من السنترومير على التوالى .

وفى سلسلة من التجارب تلت ذلك وتبحث فى نفس الموضوع (شتاينبرج ١٩٣٦ ، ١٩٣٧ شتاينبرج وفريزر ١٩٤٤) ، ظهر الى الوجود عدد من الحقائق الهامة ولكن دون تفسير ٠

فعند اختبار تأثيرات الانقلابات الاتوسومية على العبور فى الكروموسوم X (شتاينبرج ١٩٣٦) أو تأثير انقلابات الكروموسوم X على العبور فى الكروموسوم الثالث (شتاينبرج وفريزر ١٩٤٤) اتضح أن لكل انقلاب تأثيره النوعى الخاص به ٠ ويوضح الشكل ٨ ـ ٥ هذه النقطة ٠ فالانقلاب باين (بالكروموسوم الثالث)يرفع بطريقة متجانسة العبور فى الكروموسوم X ، بينما يضفى الانقلاب كيرلى فى الكروموسوم الثانى تأثيرا صغيرا ، يمكن قياسه ، على الجزء من الموقع cv (١٣ر٧) الى الموقع f (٥٦ر٧) وتأثيرا عالى القدر من الموقع cu الى الموقع y عند الطرف البعيد للكروموسوم ٠ كما اختلفت انقلابات الكروموسوم X التى اختبـــرت (عددها ١٢) من حيث قدر تأثيرها على الكروموسوم الثالث ٠ فلم يتيسر ادراك أى تأثير لأربع منها ، وكان التأثير النوعى للانقلابات الثمانية الباقية المؤثرة على نحو لم يتيسر معه ايجاد أى تلازم بين قدر تأثير كل منها عـلى العبور فى الكروموسوم الثالث وحجم الانقلاب أو موضع حدى الانقلاب أو مقدار العبور داخل منطقة الانقلاب ٠ وحيث انه قد سبق بيان أنه ليس من الضرورى دائما أن ينخفض العبور داخل منطقة الانقلاب (سترتفانت وبيدل ١٩٣٦) ، فانه لايبدو أن تخفيضا بسيطا فى العبور فى زوج واحد من الكروموسومات يمكن أن يفسر الزيادة فى أزواج الكروموسومات الأخرى غير النظيرية ٠

وكانت زيادة العبور فى الكروموسوم الثالث بوجه عام نتيجة زيادة فى معدل العبور المتعدد الخيوط ولكن غير مصحوب بتغيير فى قيم التداخل ٠ وقد أحدث انقلاب واحد ، وهو y^4 ، نقصا فى التداخل ٠ وكان آكبر التأثيرات فى جوار السنترومير ، مثل الذى وجده شولتز وردفيلد (١٩٥١) وربما أن الأمر ، كما تكهنا ، فى أن يكون للهتروكروماتين تأثير فى تعيين هذه التأثيرات حيث لم توجد زيادات عند الأطراف البعيدة ٠

وقد بين شتاينبرج (١٩٣٧) أيضا أنه عند اختبار انقلاب من حيث تأثيره على كروموسومين آخرين فانه لا يؤثر عليهما بالتساوى ٠ ويمكن



شكل ٨ ــ ٥ : تأثير الانقلابين بين وكيرلى على العبور فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر . يمثل الاحداثى الأفقى الطول الخريطى فى الأفراد غير الحاملة للانقلاب ، عادى للمقارنة . ويمثل الاحداثى الراسى النسبة المئوية للزيادة الناتجة من التوافيق الثلاثة للانقلابين والمبينة بالمربع .

ادراك ذلك من البيانات التالية التى عبر فيها بكسور عشرية عن الزيادات التى طرأت على العبور فى الكروموسومات الأخرى غير النظيرية .

الانقلاب	الكروموسوم X	الكروموسوم الثانى	الكروموسوم الثالث	المجموع
ClB	—	٠ر٣٨	٠ر٤٦	٠ر٨٤
Curly	٠ر٢٢	—	٠ر٤٩	٠ر٧١
Payne	٠ر٣٣	٠ر٥٥	—	٠ر٨٨

غير أنه عند تحويل هذه البيانات الى نسب تسمح بالمقارنة المباشرة بين طول الكروموسوم (من الخلايا الجنسية) ومقدار التأثير فانه يتضح أن تأثير أى انقلاب على العبور فى كروموسوم آخر غير نظير يتناسب تقريبا مع طول الكروموسوم المتأثر · فاذا اعتبرنا عرفيا ، طول الكروموسوم X مساويا ١٠٠ وقدرت أطوال الكروموسومات الاخرى بالنسبة له ، فاننا نحصل على البيانات التالية :

الكروموسومات	X : الثانى	X : الثالث	الثانى : الثالث
نسبة الطول	١٠٠ : ١٤٥ = ٦٩ر٠	١٠٠ : ١٧٥ = ٥٧ر٠	١٤٥ : ١٧٥ = ٨٣ر٠
نسبة التأثير	٣٣ر٠ : ٥٥ر٠ = ٦٠ر٠	٢٢ر٠ : ٤٩ر٠ = ٤٥ر٠	٣٨ر٠ : ٤٦ر٠ = ٨٣ر٠

ولم يدرس على هذا النحو من التفصيل تأثيرات الأنواع الأخرى من التغيرات الكروموسومية على العبور ، ولو أن الانتقال يحدث انحرافات مماثلة (شولتز وردفيلد ١٩٥١) · وكذلك لم تختبر على نفس النحو الانقلابات فى حالة التماثل · ومن الممكن أن تساعد الدراسة الأخيرة فى اختبار النظرية الفرضية لشتاينبرج وفريزر (١٩٤٤) التى تتضمن أن التأثير على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرة هو نتيجة لتأثير الموضع ، حيث يجب ألا يختفى تأثير الموضع فى حالة التماثل ·

وليست حالات الانقلاب وحدها هى التى تؤثر على العبور ، فقد بين شولتز (أنظر مورجان وبردجز وشولتز ١٩٣٣) أن اضافة كروموسوم Y الى أنثى XX من البروسوفلا ميلانوجاستر له تأثير ملحوظ على العبور فى المنطقة D^3 - H من الكروموسوم الثالث · وتمتد هذه المنطقة من الموقع ٤١ر٠ الى الموقع ٦٩ر٥ وتشمل السنترومير ·

ولقد بين بردجز (١٩١٦) فى أناث XXY أن التوزيع العادى للكروموسومات فى الانقسام الميوزى يتم بحيث تنتج بيضات X أو XY ويبدو أن كروموسومى X يتزاوجان ويتوزعان طبيعيا بينما يتوزع الكروموسوم Y عشوائيا · غير أنه يحدث أحيانا أن ينتج فى النسل

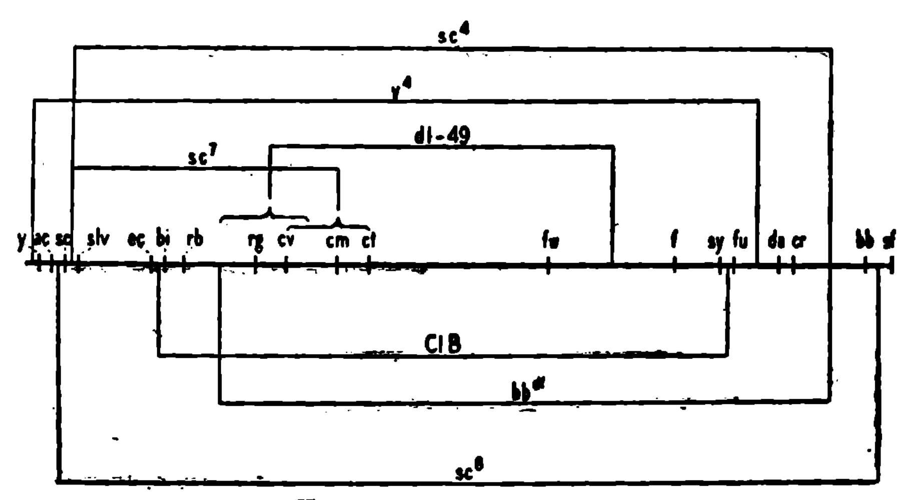
اناث بالتركيب XXY تسلمت كلا الكروموسومين X من الأم XXY أى أن التوزيع كان على النحو XX و Y • وقد بينت دراسة لهذه الاناث الشاذة التى تظهر فى النسل ، أنه لم يحدث عبور بين الكروموسومين X الموجودين فى كل منها حيث ان عدم الانفصال قد أدى الى شمول بيضة واحدة للكروموسومين X • أما شقيقاتها العادية XX من الأم XXY فكانت تعطى دائما بانتظام قيمة للاتحادات الجديدة بالمنطقة D³ - H تبلغ ٣ر١٠ • وفى حالة التوزيع الكروموسومى X و XY وحدوث العبور بين الكروموسومين X وجد أن قيمة الاتحادات الجديدة كانت ١٧٫٠٩ مما يدل على أن وجود الكروموسوم Y قد رفع معدل العبور ٧٠٪ غير أن معدل العبور بين الاناث الشاذة فى النسل قفز الى ٣٣٫٢٤ • وبعبارة أخرى ، فان وجود الكروموسوم Y الى جانب غياب العبور بين الكروموسومين X قد رفع ، بدرجة ملحوظة ، معدل العبور فى كروموسوم غير نظير • ولايوجد حاليا تفسير ظاهر لهذا الارتفاع فى معدل العبور ، غير أن الشبهة تحوم دائما حول الهتروكروماتين كلما كان الكروموسوم Y ذا شأن فى الموضوع •

ومع كل هذا فلايزال هناك احتمال قوى فى أن التأثيرات على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرية ليست فى الواقع زيادات فى حد ذاتها ، ولكنها نتيجة استبعاد الكروموسومات المنخفضة العبور • ويؤدى الاحتفاظ التفضيلى بالكروموسومات المرتفعة العبور الى زيادة ظاهرية فيه • غير أن السبب فى هذا يرجع الى الانتخاب وليس الى ارتفاع معدل العبور • وهذا ما تشير اليه بيانات كوبر وتسمرنج وكريفتشنكو (١٩٥٥) الذين بينوا أن زيادة الحالة الخليطة للأتوسومات على هيئة انقلابات نشأت عنها زيادة فى عدم انفصال وفقدان الكروموسومات X • وقد انعكست حالات الضياع هذه فى زيادة عدد المميتات السائدة وعدد الذكور أبوية الكروموسوم X ، فى حين أنه ينتظر فى حالة ارتفاع معدل العبور أن تنخفض حالات ضياع الكروموسوم X • وتتلاءم الحقيقة المعروفة بأن حالات الانقلاب الاتوسومية لا تؤثر فى قيم التداخل مع نظرية كوبر الفرضية (يبدو أن انقلاب y⁴ حالة استثنائية (على أنه من غير المؤكد ، على أساس النتائج الأولية التى نشرت ، ما اذا كان فى مقدور هذه النظرية أن تفسر كل التأثيرات على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرية وعلى سبيل المثال نتائج المنطقة D³ - H المذكورة عاليه •

تأثير التغيرات التركيبية الكروموسومية

عند وجود تنظيم داخلى جديد لأحد الكروموسومات فى حالة خليطة ، فانه لا ينتظر أن يغير ذلك الترتيب الطولى للجينات فى الكروموسوم الذى يحوى التنظيم فحسب ، بل أنه يغير أيضا معدل العبور بينه وبين نظيره الطبيعى • وكثيرا ما أشير فى مراجع الدروسوفلا الأولى الى كابتاتِ العبور التى تخفض أو تستبعد طرز الاتحادات الجديدة التى يمكن الحصول عليها بين النسل • وقد تبين فى ١٩٣٣ ، بعد أن أصبحت دراسة الكروموسومات فى الغـدد اللعابية جزءا معترفا به من وسـائل البحث الوراثى أن معظـم هذه الكابتات هى حالات انقلاب ، فقد آمكن مثلا بيان أن كابت العبور C فى سلالة موللر Cl B المشهورة حاليا ، ما هو الا انقلاب يشمل حـوالى الثلثين المتوسطين من الجزء اليوكروماتينى بين الموقعشوكى ec وملتحم fu وهى مسافة تقرب من ٥٤ وحدة خريطية •

وقد درس تأثير حالات الانقلاب على العبور أوفى دراسة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (سترتفانت وبيدل ١٩٣٦) • ويوضح الشكل ٨ ــ ٦ حالات الانقلاب التى درست فى الكروموسوم X مع بيان حدود هذه الانقلابات بالنسبة الى المواقع الجينية المجاورة • ومع وسم الكروموسومات بمواقـع طافرة مناسبة ، فانه يمكن تتبع العبور داخل منطقة أى انقلاب معـين وفى



شكل ٨ ــ ٦ : تمثيل تخطيطى لانقلابات الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر التى استخدمها سترتيفانت وبيدل (١٩٣٦) فى دراستهما للعبور داخل الانقلابات •

المنطقة التى الى يمينه والمنطقة التى الى يساره • وتبرز من هذه الدراسات حقائق نلخصها فيما يلى :

١ ـ لا يظهر انخفاض فى معدلات العبور فى الاناث الأصيلة لحالات الانقلاب وهذا فيما عدا ما يتعلق بتغير مواضع الجينات من حيث الاقتراب من أو الابتعاد عن السنترومير •

٢ ـ يندر الحصول (فى الاناث الخليطة للانقلاب) على نواتج العبور المفرد الذى يحدث داخل مناطق الانقلابات وهذا يرجع الى تفضيل فى التوجيه وعدم انفصام الجسر الذى يتكون فى الدور الانفصالى الأول للانقسام الميوزى وبذلك لا تدخل الكروماتيدات المنفصمة فى نواة البيضة (شكل ٨ ـ ٧) •

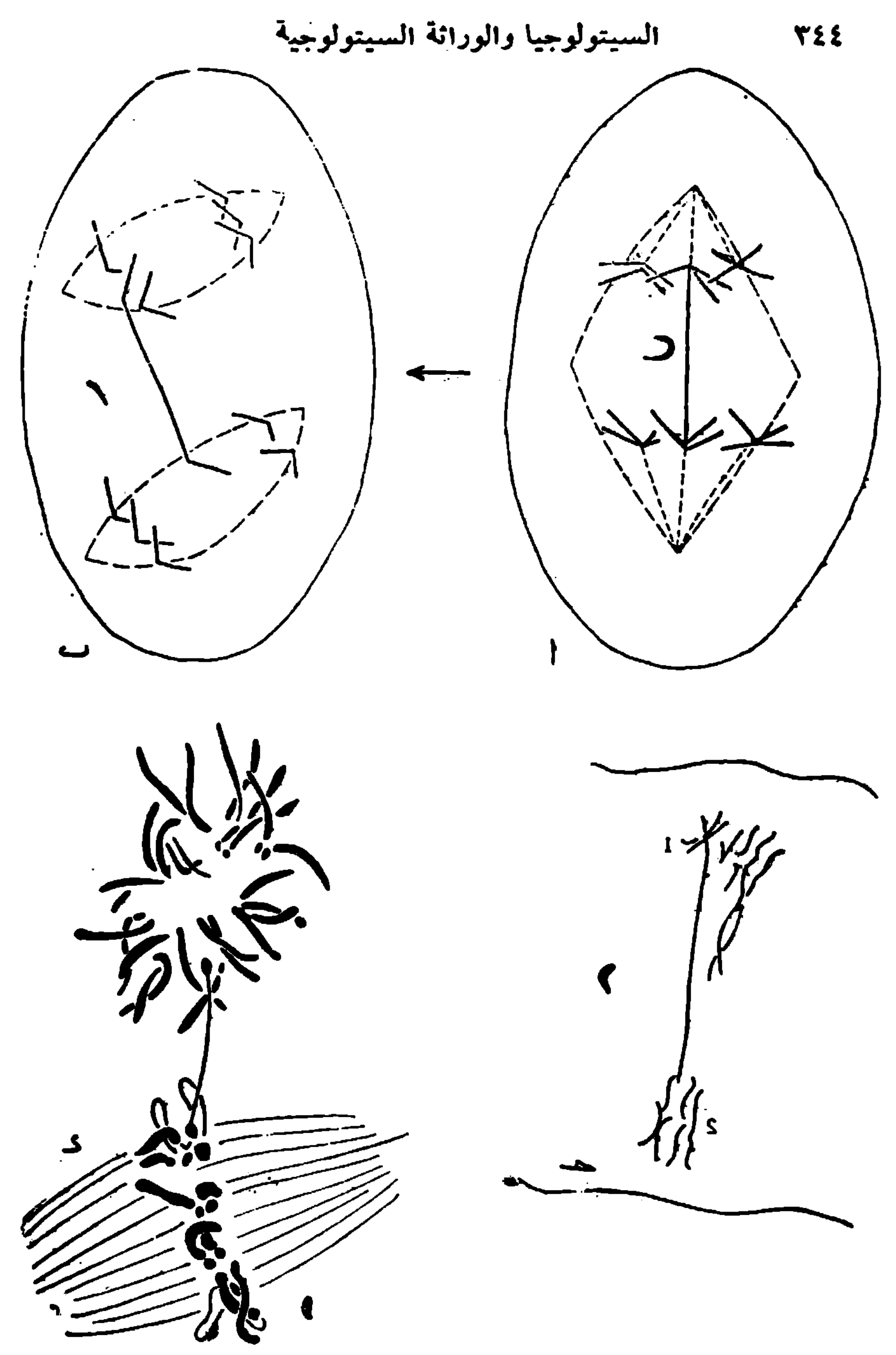
وهذه الأحداث التى أمكن التنبؤ بها وراثيا قد ثبتت صحتها سيتولوجيا فى السيارا (كارسون ١٩٤٦) • ولا يمكن أن نحصل فى النسل الا على الكروماتيدات اللاعبورية أو المزدوجة العبور الناتجة من حالاته الثنـــائية أو الثلاثية الخيوط . ويمكن التعرف على هذه الكروماتيدات فى الحالات التى يمكن فيها وسم الكروموسومات بطريقة مناسبة • على أنه اذا تكون جسر كروماتيدى أثناء الانقسام الثانى للعملية الميوزية . فان نواة البيضـــة قد تتسلم أو لا تتسلم كروموسوما منتقصا مما قد يؤدى الى حالة مميتة • ومثل هذا الحدث نادر الوقوع فى حالة الكروموسوم X العادى فلا يؤدى الى نسبة ملحوظة من عدم حيوية البيض • ولكن بين نوفيتسكى (١٩٥٢) أنه فى حالة اكتساب الكروموسوم X ذراعا اضافية عن طريق انتقال قطعة من الكروموسوم Y اليه . فان نواة البيضة تتسلم كروموسومات X بها تغيرات تركيبية من الانقسام الاول أو الثانى وينتج عن ذلك معدل كبير من عدم الحيوية فى البيض المخصب •.....

٣ ـ يقل معدل العبور بشكل ملحوظ فى المناطق المجاورة غير المنقلبة التى على يمين ويسار حدى الانقلاب • فمثلا . تعطى الاناث الخليطة للانقلاب dl - 49 الذى يقع فى المنطقة الوسطى من الكروموسوم X معدلا منخفضا للعبور فى المنطقة المحصورة بين y و ec فينخفض من ٥ر٥٪ تقريبا الى ٥٦ر٠٪ أما الى اليمين من الانقلاب فان معدل العبور أعلى من ذلك بكثير • كما لا يظهر فى الاناث الخليطة للانقلاب sc - 7 عبور بين ct (الموقع

٢٠ر٠) والجينات الواقعة الى يسار الانقلاب وهذا هو المتوقع حيث ان الحد الايسر للانقلاب يقع بالقرب من نهاية الكروموسوم ، وينخفض معدل العبور بين sn (الموقع ٢١ر٠) و lz (الموقع ٢٧ر٧) الى ١ر٦٪ ، غير أننا نحصل على المعدل العادى ٥ر٥٪ بين v , lz (الموقع ٣٣ر٠) ، فى حين كان المعدل ٢٤ر٩٪ بين f , v (الموقع ٥٦ر٧) ٠

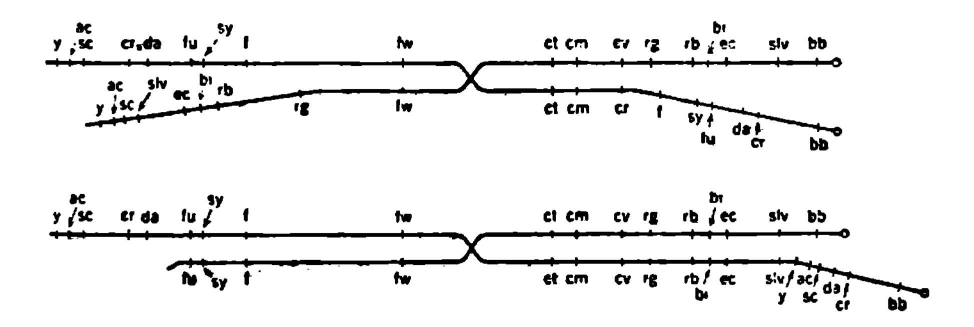
ومن ناحية أخرى فقد أوضح نوفيتسكى وبرافر (١٩٥٤) أن الدرجة التى ينخفض بها معدل العبور داخل أو خارج منطقة الانقلاب ترتبط بنوع الكروموسوم الذى هو موضع الدراسة ٠ فقد كونا كروموسوم X مركب وسطى السنترومير وبنفس التتابع الجينى أى ان ذراعيه متناظرتان ولكن بنفس التتابع الجينى وليستا متعاكستى التتابع كماهى الحال فى كروموسومى X الملتحمين (نوفيتسكى ١٩٥٤) ، ولكن احدى ذراعيه تحتوى على الانقلاب dl - 49 وقد انخفض معدل العبور داخل الانقلاب بحوالى ٢٥٪ بالمقارنة مع معدله فى حالة التتابع العادى ولكن التداخل مع العبور فى خارج الانقلاب كان قليلا ٠ ويفرض نوفيتسكى وبرافر أن الفرق فى تداخل الانقلابات فى العبور يرتبط بالفروق فى التزاوج ، وأن خفض معدل العبور ليس نتيجة تكوين ثنية الانقلاب بقدر ما هو راجع الى الاضطراب والفشل الناتج عنه فى تزاوج الأجزاء اليوكروماتينية ٠ وعند وجود هتروكروماتين ليبدأ التزاوج ويسهل مجراه لا يلاحظ الا خفض ضئيل فى معدل العبور ٠

٤ ـ يقل معدل العبور داخل الأجزاء المنقلبة فى تناسب عكسى مع طول الانقلاب ، أى أنه كلما قصر طول الانقلاب زاد النقص فى معدل العبور ٠ وحيث أننا لا نستعيد فى النسل من كروماتيدات العبور سوى المزدوجة له من النوع الثنائى أو الثلاثى الخيوط ، فانه يمكن أن يؤخذ معدل الحصول عليها كمقياس لمقدار العبور داخل الانقلاب ٠ وتدل بيانات سترتيفانت وبيدل (١٩٣٦) على أن هذا المعدل مرتبط بطول الانقلاب فى تلازم موجب ٠ ومن ثم فلا يتحتم أن يعمل الانقلاب على تخفيض العبور داخل منطقة الانقلاب وهذه حقيقة هامة يجب وضعها موضع الاعتبار عند محاولة أى تفسير لما تحدثه الكروموسومات فيما بينها من تأثيرات على العبور ٠ ولكن يقتصر عدد الكروماتيدات العبورية التى نحصل عليها فى النسل على عدد الكروماتيدات المزدوجة العبور الناتجة من الحالات الثنائية أو الثلاثية الخيوط ٠



شكل ٨ ــ ٧ : نتائج العبور داخل الانقلاب وتكوين الجسر الانفصالى فى بيض الدروسوفلا والسيارا ٠ (أ) و (ب) تكوين الجسر فى الدور الانفصالى الأول والثانى لتوضيح الطريقة التى يفشل بها الجسر فى أن تشمله النواة العاملة ٠ (ج) الدور الاستوائى الثانى فى بيض السيارا امباتيانز مبينا الجسر وهو معلق بين النواتين الخارجية (١) والداخلية (٢) (معاد رسمه من كارسون ١٩٤٦) ٠ (د) الدور الاستوائى الثانى فى الكيس الجنينى فى نبات الليليوم تستاسيوم مبينا نفس الظاهرة ٠

والى جانب دراسة العبور فى اناث خليطة لانقلابات معينة فانه من الممكن أيضا دراسة الاناث الخليطة لانقلابين ، واحد فى كل من الكروموسومين X . ويمكن أن يعطى هذا التنظيم منطقة وسطية مشتركة فى الاثنين فى حالة تداخل الانقلابين أو فى حالة شمول أحدهما للآخر تماما . وتتمثل الحالة الاخيرة فى التوفيق sc - 4/dl - 49 ، حيث تقع منطقة الانقلاب dl - 49 تماما داخل منطقة الانقلاب sc - 4 . وكما هو المتوقع لم يمكن الحصول على كروماتيدات عبورية على الرغم من احتمال حدوث بعض حالات العبور المفرد التى تنتج عنها اقتضابات وتكرارات كبيرة مما يؤدى الى حالات عديمة الحيوية (شكل ٨ ــ ٨) . وللتوفيق الذى يشمل الانقلابين (المتداخلين) sc - 4/y - 4 المبينين فى نفس الشكل ، أهمية خاصة حيث ان العبور المفرد يعطى كروموسوما ناقصا للمناطق cr , ac - sc , y وهى حالة مميتة فى الذكر ، ولكنها تسمح أحيانا لبعض الاناث أن تعيش . وكذلك تعطى كروموسوما يشمل تكرارا لنفس المناطق وهى حالة لها القدرة على الحياة فى كلا الجنسين . ومن الواضح أن هذه وسيلة لزيادة عدد الجينات فى الكروموسومات .



شكل ٨ ــ ٨ : التزاوج والعبور بين الانقلابين dl - 49 , sc - 4 (أعلى) وبين الانقلابين y - 4 , sc - 4 (أسفل) ــ ستؤدى نواتج العبور المتحصلة من التوفيق sc - 4/y - 4 الى عدم الحيوية حيث ان احدى الكروماتيدتين بينما هى تحمل تكرارا للمنطقة cr - f فانها تنقص المنطقة slv - rg . أما الكروماتيدة الأخرى فانها ستحوى التكرار والنقص المكملين للسابقين وفى التوفيق sc - 4/y - 4 بينما تفتقر احدى الكروماتيدتين المنطقة y - cr تحوى الأخرى نفس المنطقة مكررة . والكروماتيدة المنتقصة مميتة فى الذكر ولكنها قد تعيش فى بعض الأناث . أما الكروماتيدة ذات التكرار فانها لا تؤثر على الحيوية باى قدر ملحوظ . ولم تبين المناطق الهتروكروماتينية فى جوار bb .

وهذه التأثيرات التى أتينا على ذكرها صحيحة للانقلابات فى الدروسوفلا ولكن من الواضح أن هناك اختلافا أساسيا بين الموقف فى هذا الجنس وبين الموقف فى الذرة (رعودز ودمبسى ١٩٥٣) • ففى الذرة ، يمكن الحصول على كروماتيدات منفصمة من جسور الانقلاب فى الكروموسوم الثالث فى كلا الانقسامين ، وتنتقل بانتظام الى نواة البيضة (أى الى البوغ الكبير القاعدى) وقد تكون لها القدرة على الحياة اذا لم تكن الكسرة العديمة السنترومير (اللاسنتروميرية) ، الناتجة من العبور داخل منطقة الانقلاب ، كبيرة جدا فى الطول • وتماثل هذه الظروف الى حد ما الظروف التى وصفت فى الدروسوفلا فى الحالة التى يكون فيها الكروموسوم X ذا ذراعين ولينين بذراع واحدة (نوفيتسكى ١٩٥٣) • فالكروموسوم الثالث فى الذرة ، أساسيا ، متوسط الموضع للسنترومير • وينخفض معدل العبور داخل منطقة الانقلاب الى درجة كبيرة ، فلا تتكون الاتحادات الوراثية الجديدة الا عن طريق العبور المزدوج القليل الحدوث ، ولكن فى نفس الوقت تزيد الاتحادات الجديدة الى درجة معنوية بين جين داخل المنطقة وآخر بينها وبين السنترومير بدلا من انخفاضها • ومن العسير فهم هذه الزيادة على ضوء أى من النظريات الفرضية الحالية الخاصة بالتزاوج أو بالعبور •

تتضمن الحقيقة أن الانتقال يشمل تبادلا عكسيا للأجزاء بين كروموسومات غير نظيرية توقع حدوث تغير فى معدل العبور بسبب الصعوبات التى تعترض التزاوج الكامل لجميع الأجزاء فى الكروموسومات المشتركة فى الانتقال • ويتبين أحيانا عند فحص العلاقات التزاوجية سيتولوجيا فى الانتقالات ، أثناء الدور الضام فى الذرة وفى كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا ، عدم تزاوج بعض المناطق المتناظرة • وهذا يدعو سلفا لافتراض حدوث خفض لمعدل العبور حيث ان تلاصق الأجزاء النظيرية ضرورة سابقة لوقوع العبور • وقد درست هذه الظاهرة فى بعض من التفصيل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (دوبزانسكى ١٩٣١ ، ١٩٣٤) •

وباستخدام عدد من الانتقالات المتنوعة أمكن دوبزانسكى أن يبين أن أعظم انخفاض فى معدل العبور يكون الى جوار نقط الانفصام وأن هذا التأثير يتناقص كلما اختبرت أجزاء من الكروموسوم أكثر بعدا من نقط الانفصام • غير أن هذه البيانات تكشف أيضا عن أن الانتقال فى احدى ذراعى الكروموسوم

الذى على شكل V لا يؤثر بتاتا أو يؤثر قليلا على معدل العبور فى الذراع الأخرى • وهذا بالطبع هو المتوقع على أساس عدم وجود تداخل بين العبور الواقع على جانب من السنترومير والعبور الواقع على الجانب الآخـــر منه • على أنه ، من ناحية أخرى ، اذا كان الانفصام عند السنترومير فى كل من الكروموسومين فان معدل العبور ينخفض بشكل ملحوظ على مدى طـــول الكروموسومين ولا سيما فى منطقة السنترومير • ويوفر جدول ٨ ــ ١٢ أمثلة نموذجيه لما يحدث من تغير فى معدلات العبور • ويشمل الانتقالان (أ) و (ب) أجزاء من الذراع اليسرى للكروموسوم الثالث بينما يشمل الانتقالان (جـ) و (د) أجزاء من الذراع اليمنى فقط •

جدول ٨ ــ ١٢

الفروق بين المعدلات العادية للعبور فى الكروموسوم الثالث والمعدلات الناتجة من انتقــالات مختلفـــة

(دوبزانسكى ١٩٣١)

داخل	المنطقة	القيمة العادية (المقارنة)	الانتقــالات			
			أ	ب	جـ	د
الذراع اليسرى	ru - h	٢٣ر٧	١٧ر٢	٢١ر٢	٢٦ر٩	٢٩ر١
	h - D	١٣ر٧	٢ر٩	٥ر٩	١٥ر٤	١٤ر٨
	D - th	١ر١	٠ر٢	٠ر٢	١ر٥	١ر١
	th - st	٠ر٨	٠ر٢	٠ر٣	٠ر٩	٠ر٩
منطقة السنترومير	st - cu	٨ر٠	٦ر٦	٤ر٦	٤ر٥	٥ر٩
الذراع اليمنى	cu - sr	١٥ر٤	١٦ر٦	١٧ر١	٣ر٧	١٢ر٦
	sr - l*	١٠ر٣	١١ر٧	١٠ر٠	٧ر٥	٨ر٩
	e* - ca	٣١ر٠	٣١ر٠	٣١ر٠	٢٨ر٩	٢٠ر٢

يمكن أن يوجد التكرار فى أنواع مختلفة فقد تكون القطعة المكررة بنفس التتابع العادى ، كما هى الحال فى تكرار « العين العــودية » • وقد

يكون للكسرة المكررة سنتروميرها الخاص وهكذا تعمل ككسرة كروموسومية أو ككروموسوم اضافي • كما قد تتصل قطعة طرفية الى نفس الكروموسوم أو الى كروموسوم آخر • وكل من هذه الأنواع المختلفة من التكرارات يؤثر على العبور على نحو خاص به •

فقد أوضح روودز (١٩٣١) في الدروسوفلا أولا أن قطعة من الكروموسوم الثاني انتقلت الى الكروموسوم Y لتعمل كتكرار قد أحدثت نقصا في مقدار العبور في كروموسومي الزوج الثاني العاديين التي هي جزئية التناظر معهما • وقد درس دوبزانسكي (١٩٣٤) هذه الظاهرة ببعض التفصيل مستخدما في ذلك تكرارات مختلفة الطول مشتقة من الطرف الأيسر للكروموسوم X (شكل ٦ ــ ٦) • ومن هذه كانت التكرارات ١١٢ و ١٣٤ و ١٠٢ ، وهي كسرات كروموسومية ، متشابهة وتختلف فقط في كمية الكروماتين المكرر • بينما يختلف التكرار ١٠١ عنها بوجود المنطقة bb المجاورة للسنترومير • في حين يختلف التكراران ١٠٥و١٣٨ في احتوائهما على أجزاء مختلفة من اليوكروماتين مكررة بطريقة تجعل الكروموسوم X ذا ذراعين • أما الانتقالات ، نقل ــ ٣ ونقل ــ ٧ ، وقد أضيفا الى نهاية الكروموسومين الثالث والثاني على التوالي ، فيمكن اختبارهما كتكرارين أو انتقالين • أما التكرار ١٢٦ فهو يشمل جزءا داخليا من الكروموسوم X قد انخرط في المنطقة السنتروميرية في الكروموسوم الثالث •

وتدل مقارنة تأثيرات التكرارات ١١٢ و ١٠٢ و ١٠٥ على أنه كلما زاد طول التكرار زاد أيضا ما يحدث من خفض عام في معدل العبور (جدول ٨ ــ ١٣) • أما التكرار ١٢٦ ، فلكونه في الكروموسوم الثالث ، وربما لأنه أقل تحررا في التداخل بسبب تحركاته المحدودة فان تأثيره قليل وربما لا يرقى الى مستوى المعنوية • على أنه من الواضح أنه وان كان أكثر الخفض في معدل العبور يقع في منطقة التكرار الا أن التأثير لا يقتصر على هذه المنطقة ولكنه يمتد بصفة عامة على مدى الكروموسوم X • وللتكرار ١٣٨ تأثير يختلف بوضوح عن تأثير التكرار ١٠٥ • فالاخير يحدث خفضا للعبور على مدى طول الكروموسوم كله ، في حين أن التكرار ١٣٨ ، من الناحية الأخرى ، لا يؤثر في المنطقة من y الى s ولكنه يتسبب في خفض كبير للمعدل في المناطق المجاورة للسنترومير من s الى car (جدول ٨ ــ ١٤)•

جدول ٨ ـ ١٣

العبور فى الكروموسوم X وفى وجود التكرارات ١١٢ ، ١٣٤ و ١٠٢ و ١٠٥ و ١٣٦ (دوبزانسكى ١٩٣٤)

المنطقة	العبور العادى بمقارنة	التكـــرارات				
		١١٢	١٣٤	١٠٢	١٠٥	١٣٦
y - ec	٦ر٠٥	٥ر٨٨	٢ر٤٨	٥ر٠٠	٢ر٢٥	٤ر٦٨
ec - cv	١٠ر٤٧	١٠ر٤٣	٧ر١٤	٦ر٢٨	٣ر٣٥	٨ر٧٢
cv - ct	١١ر٣٨	١١ر٢٦	٦ر٢٨	٧ر٣٧	٣ر٥٥	١٠ر٥٤
ct - v	١٥ر٩٥	١٥ر٣٦	١٣ر٥٩	١٠ر٧٩	٥ر٤٦	١٤ر٩٩
v - g	١١ر١٣	١١ر١٨	٩ر٠٤	٨ر٦٩	٨ر٠٦	١٠ر٦٠
g - f	١٢ر٨٦	١٣ر٣١	١٢ر٧٩	١١ر٤٥	١٠ر٣٨	١٣ر٠٦
f - Bx	٥ر٢٥	٥ر٤١	٤ر٢٦	٣ر٣٢	٣ر٦٩	٢ر٤٠
الكلى (y - Bx)	٧٣ر٠٨	٧٢ر٨٣	٥٥ر٥٨	٥٢ر٩٠	٣٦ر٧٤	٦٤ر٩٩

جدول ٨ ـ ١٤

تأثير التكرار ١٣٨ على العبور (دوبزانسكى ١٩٣٤)

	y - cv	cv - ct	ct - v	v - s	s - f	f - car
المقارنة	٨ر٨٢	٦ر٥٠	١٠ر٧٦	٧ر٧٦	١٤ر٩٨	٦ر٧٧
التكرار	٨ر١٥	٧ر٠١	١٠ر٠٠	٧ر٦٢	٣ر٤٠	١ر٢٤
الفرق (نسبةمئوية)	ـ ٨	+ ٨	ـ ٧	ـ ٢	ـ ٧٧	ـ ٨٢

جدول ٨ ـ ١٥

العبور في الكروموسوم X وفي وجود نقل ـ ٣ ونقل ـ ٧ كانتقالين وكتكرارين (دوبزانسكى ١٩٣٤)

	y - cc	ec - cv	cv - ct	ct - v	v - g	g - f
المقارنة	٤ر٠٧	٧ر٢٣	٦ر٣٧	١٣ر٦٤	١٢ر٣٨	٩ر٧٠
الانتقال ، نقل ـ ٣	٠ر٤٢	٠ر٦٤	٢ر٨٠	١٠ر٥٧	١١ر٣٨	١٣ر٤١
التكرار ، نقل ـ ٣	١ر٦٠	٤ر١٥	٤ر٦٥	١١ر٦٤	١١ر١٩	١٠ر٦٩
الانتقال ، نقل ـ ٧	٠ر٠٠	١ر٣٤	٣ر٢٥	١١ر٦٧	١٠ر٣٩	٩ر٣٥
التكرار ، نقل ـ ٧	١ر٣٠	٣ر٢٧	٢ر٦٥	٩ر٣٢	١٠ر٦٨	١١ر٦٧

ويهيىء ، نقل ـ ٣ ونقل ـ ٧ ، فرصة لامكان اجراء مقارنة مباشرة بين التأثيرات التى يحدثها التكرار وبين التى يحدثها الانتقال (جدول ٨ ـ ١٥) ٠ وقد تبين أن الخفض كان أكبر فى تأثيرهما عند استعمالهما كانتقال ٠ وكان التأثير على العبور فى الكروموسوم الثانى أقل وضوحا جدا بالرغم من أنه يظهر بعض الخفض فى المعدل عند الطرف الذى يقع عنده sp والذى تتصل عنده القطعة المكررة ٠

وقد حدت هذه البيانات بدوبزانسكى الى اقتراح النظرية الفرضية بأن خفض معدلات العبور هو نتيجة لعملية منافسة فى التزاوج ٠ وتتمشى هذه النظرية فى انطباقها على الانقلابات أو الانتقالات أو التكرارات ٠ وهى فى جوهرها ، تشير الى أن مناطق التزاوج ، مهما كان حجمها ، تتنافس فيما بينها على الحصول على قرين تتزاوج معه ٠ ففى الأجزاء التى تتناظر فيها الكروموسومات ، تضم عملية التلاصق المناطق النظيرة الواحدة منها الى الأخرى بطريقة تشبه فعل المشبك الانزلاقى ٠ وذلك بمجرد بدء التزاوج ٠ وينتج عن ذلك تلاصق الخيوط النظيرة مثنى ـ مثنى على أنه عندما يطرأ تغير فى التناظر بسبب انقلاب أو انتقال أو مصادفة منطقة معينة ممثلة بحالة ثلاثية ، فانه ينشأ عن التنافس فى توفير قرين نظير خفض لدرجة اتمام التلاصق ، وهذه حقيقة قد تأكدت سيتولوجيا ٠ وحيث ان العبور

يعتمد على حالة تلاصق تسبقه فانه ينجم عن هذا التنافس خفض لمعدل العبور ٠

ومما يجدر الاشارة اليه أنه يندر أن يقع العبور بين الكروموسومات العادية وبين الكسرة التكرارية (دوبزانسكى ١٩٣٤) ٠ على أنه لا يحدث خفض للعبور فى الأفراد الثلاثية المجموعة (بردجز واندرسون ١٩٢٥ ، وردفيلد ١٩٣٠ ، ١٩٣٢) ٠ فمثلا ، فى الكروموسوم X ينخفض معدل العبور فى وسطه ولكنه يزداد عند الأطراف (انظر ما يلى) ٠ وهذا يميل الى تحرير عملية العبور من تأثيرات السنترومير وجعل معدل العبور أكثر تمشيا مع الأبعاد الطولية الواقعية بين الجينات وأن يكون تقريبا دالة على المسافات بينها أكثر منه دالة على بعدها عن السنترومير ٠

وربما نتوقع أن يتداخل تكرار ، بالتوالى العادى للجينات ، مع العبور وأن يتناسب ذلك مع حجم التكرار فيكون تأثير التكرار الطويل أشد من القصير ٠ غير أن « الجين » عودى العين الذى يرتبط وجوده بتكرار سبعة شرائط فى المنطقة 16 A ، ولا يحدث أى تأثير على العبور فى المنطقة g-f المجاورة (سترتفانت ١٩٢٨) بالرغم من أنه يرفع معدل العبور فى المنطقة f-fu من ٢ر٥ الى ٣ر٥ من الوحدات فى الاناث الأصيلة للعودى ٠ وبذلك تكون أضافة سبعة أشرطة قد أسهمت فى زيادة وحدة من مسافات العبور الى الكروموسوم X ٠ بيد أن التكرارات والاقتضابات الصغيرة فى الذرة يتسببان فى احداث اضطرابات فى العبور أشد كثيرا مما يتوقع حدوثه على ضوء معلوماتنا عن التغيرات المماثلة فى الحجم فى الدروسوفلا ، وربما يكون ذلك بسبب التزاوج اللانظيرى ٠ وهكذا فقد بين ستادلر ورومان (١٩٤٨) أنه من الممكن أن تؤدى اقتضابات ضئيلة لا يمكن ادراكها سيتولوجيا الى خفض كبير فى معدل العبور ٠

وبينما نتوقع غياب العبور تماما فى المنطقة التى يشملها الاقتضاب فانه ربما يميل أيضا الى خفض معدله بعض الشيء فى الجيرة المباشرة له بسبب صعوبات التلاصق ٠ ويعزى المظهر نوتوبلورال (Np) الى اقتضاب فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثانى (شكل ٦ ــ ٢) تمتد حدوده من الموقع ٧ر٥٨ الى الموقع ٢ر٦٠ وتشمل فقد ٥٠ شريطا مميزا (بردجز وسكوج ولى ١٩٣٦) وعند الحصول على قيم العبور من اناث بالتركيبين blo en/Np , cn en/Np

cn) (٥٧ر٨) en (٠ر٦٢) blo (٠ر٥٩)) وجد خفض موضعى للعبور يبلغ فى متوسطة ٥ر١ وحدة تقتص القطعة المقتضبة ذاتها حوالى خمسة ميكرونات من طول الكروموسوم فى الغدد اللعابية وهو ما يعادل ٤ر٤٪ تقريبا من طول الذراع اليمنى ٠ وحيث ان الطول الوراثى لهذه الذراع يبلغ ٥٢ وحدة ، فان خفضا فى معدل العبور يبلغ ٣ر٢٪ يمكن توقعه اذا كان العبور يتوزع بالتساوى ولكن حيث ان العبور أقل نسبيا فى هذه المنطقة فان مقدار الخفض كان أقل أيضا ٠

العبور فى متعددات المجموعات الكروموسومية

من الواضح أن موضوع العبور يكون فى متعددات المجموعات الكروموسومية أكثر تعقيدا منه فى ثنائيات المجموعة بسبب العدد من الكروموسومات الذى أضيف والتى يمكنها أن تتزاوج على نحو تتكون منه وحدات تزاوجية متعددة الكروموسومات ٠ وبالطبع ، تكون دراسة هذا الموضوع أكثر يسرا تجريبيا فى متعدادت المجموعة الكروموسومية الذاتية حيث يكون التناظر بين الكروموسومات معروفا ومحددا ٠ أما متعددات المجموعة الخلطية فنظرا لما يتكون فيها من وحدات تزاوجية ثنائية فانها تسلك أساسيا مسلك ثنائيات المجموعة الكروموسومية ، وذلك مع احتمال وجود مواقع مكررة تزيد من تعقيد الموقف ٠ وبالمقارنة مع ثنائيات المجموعة التى يجرى فيها العبور فى الدور الرباعى الخيوط ، نجد أن هذه العملية تجرى فى ثلاثيات المجموعة فى الدور السداسى الخيوط وفى رباعيات المجموعة فى الدور الثمانى الخيوط ٠ ولقد بين نيوتن ودارلنجتون (١٩٣٠) أنه بالرغم من وجود ثلاثة أو أكثر من الكروموسومات النظيرة فى نفس الخلية الميوزية الواحدة فانه لا يجرى التلاصق بين الكروموسومات النظيرة عند أى موضع معين منها الا بين اثنين منها فقط ٠ وحيث ان التلاصق يسبق العبور فان عملية تبادل الجينات هنا أيضا تبقى كما فى ثنائيات المجموعة ، عملية تجرى بين اثنتين فقط من الكروماتيدات الأربع أو الأكثر من ذلك الموجودة معا (فى الخلية) ٠

ومن ناحية أخرى ، فمن المتوقع أن تغير الكروموسومات الاضافية من معدلات العبور المنطقية بسبب التنافس بين الكروموسومات لاتمام التزاوج فى مناطق كل منها ٠ والحقيقة فى أن كروموسومين نظيرين ، فى ثلاثى

للمجموعات الذاتية مثلا ، قد يتلاصقان فى احدى المناطق فليس فى ذلك أى ضمان لاطراد التلاصق بينهما على امتداد طولهما وحرمان النظير الثالث تماما من الاشتراك فى التلاصق • وقد أيدت البيانات السيتولوجية ذلك حيث ان الوحـدات التزاوجية العـديدة الكروموسـومات تتكـون بانتظام فى متعددات المجموعة الذاتية •

وسنبحث بالتفصيل البيانات الواردة فقط من دراسة ثلاثيات المجموعة الذاتية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث ان تلك الواردة من رباعيـات المجموعة الذاتية فى النباتات (لندستروم ١٩٣٦ ، ليتل ١٩٤٥) تبدوأكثر تعقيدا بينما لا تضيف الا القليل من المعلومات التكميلية •

فى الكروموسـوم X

يعرض العبور فى الكروموسوم X فى الأنثى الثلاثية المجموعة فرقا منطقيا عن العبور الذى نجده فى الانثى الثنائية المجموعة • فقد وجد ارتفاع ملحوظ فى معدل العبور فى المناطق الطرفية مصحوب بنقص يعادله فى الوضوح فى الجزء الوسطى من الكروموسوم (جدول ٨ ـ ١٦) •

جدول ٨ ـ ١٦

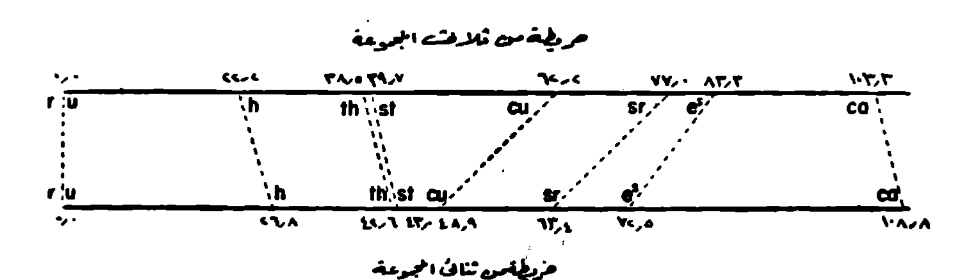
مقارنة للعبور فى الكروموسوم X فى ثلاثيات وثنائيات المجموعة الكروموسومية (بردجز واندرسون ١٩٢٥)

المنطقة	قيمة العبور في ثلاثى المجموعة	قيمة العبور فى ثنائى المجموعة	النسبة : ثلاثى/ثنائى
y - rb	١٤٫٣	٦٫٩	٢٫٠٧ : ١
rb - lz	١١٫٣	٢٢٫٨	٠٫٥٠ : ١
lz - dy	٣٫٩	١٠٫١	٠٫٣٩ : ١
dy - B	٨٫٢	١٦٫٢	٠٫٥١ : ١

على أن المنطقة المجاورة تماما للسنترومير لم تختبر ، وعلى ذلك فانا لا نعرف على وجه التأكيد اذا ما كنا نتوقع أى تغيير فى معدل العبور فى أجزاء الكروموسوم X القريبة من السنترومير فى ثلاثيات المجموعات الكروموسومية • ولكنه قد استتبت حقيقة اخرى اضافية فقد كانت قيم معامل التوافق مرتفعة على نحو غير عادى مما يشير الى أن مسافات التداخل قد قصرت وأن العبور المزدوج يقع فى حرية تزيد عما يوجد فى ثنائيات المجموعة •

فى الكروموسومين الثانى والثالث

تتفق بيانات ردفيلد (١٩٣٠ ، ١٩٣٢) عن العبور فى الكروموسومين الثانى والثالث فى الاناث الثلاثية المجموعة مع بيانات بردجز واندرسون، بمقارنتها مع مثيلاتها فى الاناث الثنائية ، فى الكشف عن فروق منطقية واضحة (جدول ٨ ـ ١٧) ، ولكنها تختلف فى اظهار خفض شديد فى المناطق المستطرفة من السنترومير وزيادة واضحة فى المناطق القريبة منها • ومن هذا يبدو أن للسنترومير فى الاتوسومات فى ثلاثيات المجموعة تأثيرا على العبور فى المناطق المجاورة لها أقل مما لها فى ثنائيات المجموعة ، مما يعطى الخريطة الوراثية لثلاثى المجموعة أبعادا بين الجينات تختلف عن الأبعاد التى نعرفها فى ثنائى المجموعة (شكل ٨ ـ ٩) • فنجد فى ثنائىالمجموعة أن المناطق التى تتقارب فيها المسافات بين الجينات قد استطالت فيها هذه المسافات فى ثلاثى المجموعة • وتعتقد ردفيلد أن الخرائط الوراثية فى



شكل ٨ ـ ٩ : مقارنة بين خريطتين ارتباطيتين للكروموسوم الثالث فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، واحدة من ثنائى المجموعة والأخرى من ثلاثى المجموعة • الخطوط المنقوطة تصل المواقع المتماثلة في الخريطتين •

ثلاثيات المجموعة تمثل الأبعاد المادية الحقيقية للجينات على الكروموسوم بدقة أشد ٠

ولربما تكون الفروق بين بيانات بردجز واندرسون من جهة وبين بيانات ردفيلد من جهة أخرى قد نشأت من الحقيقة فى أن الأولين قد حسبا قيم العبور من اناث شاذة ثنائية المجموعة تسلم كل منهـا الكروموسومين X من الأم ٠ فى حين أن ردفيلد استمدت بياناتها من اناث ثنائية المجموعة تسلم كل منها كروموسوما ثانيا وآحدا وكروموسوما ثالثا واحدا من الأم ٠ وبسبب زيادة التماثل الاليلى مع زيادة بعد الموقع عن السنترومير فى اتجاه الأطراف ، فانه من الضرورى استعمال عامل تصحيح لتقديم البيانات على نحو سليم ٠ ولا يمكن عمل هذا مع بيانات ردفيلد وذلك بسبب غياب الاناث الشاذة ٠ وعند اجراء هذا التصحيح فى البيانات المستمدة من الكروموسوم X ، فانه يتبين أن العبـور فى المناطق القريبة من السنترومير لا يفترق كثيرا فى الاناث الثلاثية المجموعة عنه فى الثنائية المجموعة ولكنه يزداد بشدة فى المناطق المستطرفة عن السنترومير فى ثلاثيات المجموعة عمـا تكشف عنه بيانات بردجز واندرسون (رودز ١٩٣٣ أ)

فى ثلاثيات المجموعة ، ملتحمة الكروموسومين X اى $(\widehat{XX}X)$

تهيىء تجارب بيدل (١٩٣٤ ، ١٩٣٥) نتيجة هامة لتجارب بردجز واندرسون لاستخدامه اناثا ثلاثية المجموعة تحتوى على كروموسومين X ملتحمين $(\widehat{XX}X)$ وذلك لا يوفر منها الا كروموسوما حرا واحدا بينمـا يرتبط الآخران معا عن طريق السنترومير ٠ وقد وجدت زيادة واضحة فى العبور فى المناطق القريبة من السنترومير فى كلا نوعى الجاميطات التى تحمل الكروموسوم X أو الكروموسومين X الملتحمين ، التى استعيدت فى النسل ، مع زيادة طفيفة ولكنها معنوية فى العبور فى المناطق المستطرفة من السنترومير (شكل ٨ ــ ١٠) ٠ والمنطقة الدانية التى أظهرت ارتفاعا ملحوظا فى العبـور (وهى من متفرع f الى السنترومير وتمثل المنطقتين ١ ، ٢ فى جدول ٨ ــ ١٨) لم تختبر فى تجارب بردجز واندرسون ولذا لا يمكن عمل مقارنة مباشرة على الامتداد الكامل للكروموسوم بين طـرازى

جدول ٨ ـ ١٧

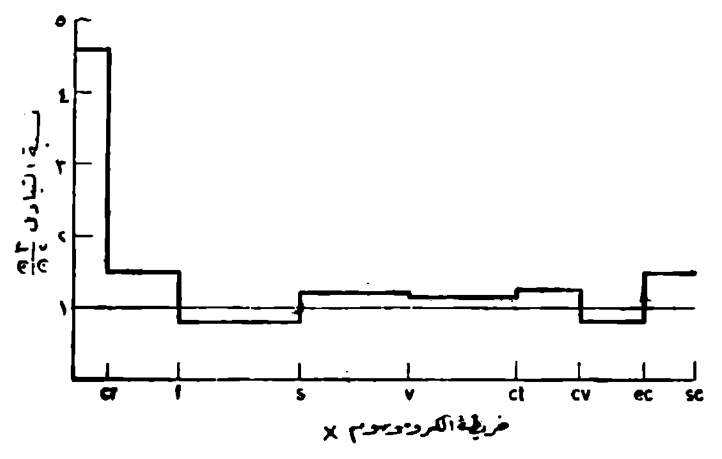
مقارنة لقيم العبور فى الكروموسومين الثانى والثالث فى ثلاثى المجموعة وثنائى المجموعة (ردفيلد ١٩٣٠ ، ١٩٣٢)

المنطقة	قيم العبور في ثلاثى المجموعة	قيم العبور فى ثنائى المجموعة	النسبة ثلاثى/ثنائى
		الكروموسوم الثانى	
al - dp	٨ر٣	١٠ر٠	٠ر٣٨ : ١
dp - b	١٦ر٢	٢٧ر٢	٠ر٥٩ : ١
b - pr	٧ر٤	٥ر٧	١ر٣٠ : ١
pr - c	٢٧ر١	١٩ر٢	١ر٤١ : ١
c - px	١٣ر٠	٢٢ر١	٠ر٥٩ : ١
px - sp	٤ر٤	٥ر٧	٠ر٧٧ : ١
		الكروموسوم الثالث	
ru - h	١٩ر٥	٢٥ر٣	٠ر٧٧ : ١
h - th	١٤ر٩	١٥ر٣	٠ر٩٧ : ١
th - st	١ر٢	٠ر٤	٣ر٠٠ : ١
st - cu	٢١ر٢	٥ر٦	٣ر٧٩ : ١
cu - cr	١٤ر٦	١٤ر٠	١ر٠٤ : ١
sr - es	٦ر١	٨ر٩	٠ر٦٩ : ١
es - ca	١٨ر٠	٣٤ر٣	٠ر٥٢ : ١

ملحوظة : يقع السنترومير فى الكروموسوم الثانى على يمين pr مباشرة ، وفى الكروموسوم الثالث بين st و su .

الاناث XXX و X $\widehat{XX}$ غير أن بيدل لم يجد نقصا معنويا فى العبور في الجزء الوسطي للكروموسوم ٠

فبينما كان العبور في الاناث XXX بين أى اثنين من الكروموسومات وفى أية منطقة من المناطق عشوائيا فقد كان العكس واضحا جدا فى‌الاناث $\widehat{XX}X$ · فاذا رمزنا الى ذراعى الكروموسومين الملتحمين بحرفى أ و ب والى الكروموسوم المنفصل بالحرف جـ فان نسبة العبور بين أ و ب الى نسبة العبور بين أ و جـ أو نسبة العبورين ب و جـ هى ٢ر٦٠ : ٦ر٥٢ : ٠ر٤٨ مما يدل على أن أ و ب يعبر كل منهما مع الآخر بنسبة أعلى من عبور كل منهما مع جـ · غير أن معظم الفرق يرجع الى الارتفاع الكبير فى العبور بين أ و ب فى المنطقة الواقعة بين f والسنترومير، حيث ان العبور فى جميع المناطق المستطرفة من f يكون عشوائيا · ويستدل على‌أن العبور بين‌الكروموسومات الثلاثة يقع فى المنطقة الدانيــة على نحــو عشوائى ، من نسبة طرازى العبور المزدوج العائد الى المتسلسل · فالطراز الأول هو الذى يشترك فى عبور عند أحد المواقع كروموسومان ثم هما يشتركان ثانية فى عبور تــال عنــد موقع آخر · أما الطراز الثانى فهو العبور المزدوج الذى لا يشترك فى العبور الثانى نفس الكروموسومين اللذين اشتركا فى العبور الأول · وقد وجد بيدل أن نسبة العبور المزدوج العائد الى المتسلسل كانت ٩٨ : ٩٦ ، وهذا يتفق مع بيانات بردجز واندرسون وكذلك مع بيانات ردفيلد ويدل بوضوح على التزاوج بين الكروموسومات الثلاثة عند تلاصقها ، مثنى مثنى ، يكون على نحو عشوائى ·



شكل ٨ ــ ١٠ : علاقة العبور فى الكروموسوم X فى اناث د · ميلانوجاستر الثلاثية المجموعة $\widehat{XX}X$ والعبور فى الاناث الثنائية المجموعة · يمثل الخط المستقيم العبور فى‌الثنائى القياسى والخط المتعرج متوسط قيم العبور فى الجاميطات X و $\widehat{XX}$ ·

العبـــور بين الكروموسومين X و Y

تجرى التجارب الوراثية فى الأنواع المختلفة لجنس الدروسوفلا على أساس فرض أن العبور الميوزى لا يحدث فى الذكور • وهذا الفرض صحيح لجميع الأغراض العامة . حيث انه قد أمكن اسناد الحالات التى يجرى العبور فيها فى الذكور ، بصفة عامة ، الى العبور الميتوزى الذى يحدث فى الخلايا المولدة وليس فى الخلايا الأمية للاسبرمات (هويتنجهيل ١٩٣٧ ، ١٩٤٧) ويستند هذا الاستخلاص الى الحقيقة بأنه فى الحالات التى يحدث فيهـــا هذا العبور فانه يكتشف عن طريق العثور على مجموعات من الكروماتيدات العبورية المتماثلة ، مما يدل على نشأتها من الخلايا المولدة ، وكذلك بسبب عدم وجود تأثير بينى فيما بين الكروموسومات على معدل العبور من وجود حالات خليطة للانقلاب •

ولقد اكتشف العبور الميتوزى فى الخلايا المولدة بين الكروموسومين X و Y فى الدروسوفلا ميلانوجاستر فى الاناث $\widehat{XX}$ Y (كافمـــان ١٩٣٣) وفى الذكور XY (ستـرن ودون ١٩٣٦ ، نيوهاوس ١٩٣٦ ، لندسلى ١٩٥٥) • وفى جميع الحالات يبدو أن العبور يشمل الجـــزء الهتروكروماتينى المجاور للسنترومير من الكروموسوم X وهـذا هو الجزء الوحيد من الكروموسوم X المناظر للكروموسوم Y • ويظهر من بيانات نيوهاوس (١٩٣٧) انه يمكن حدوث عبور بين الكروموسوم X وبين الذراع

جدول ٨ ـ ١٨

مقارنة لمعدلات العبور فى طرازى الجاميطات X و $\widehat{XX}$ فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الثلاثية المجموعات الكروموسومية وذات كروسومين X ملتحمين وبين معدله القياسى فى ثنائيات المجموعة • (بيدل ١٩٣٤)

المنطقة	ثلاثى المجموعة		ثنائى المجموعة
	الجاميطات X	الجاميطات $\widehat{XX}$	
١ ، ٢	٨ر٤٦	٢ر٣٦	٠ر١٨
٣	١ر٢٣	٣ر٢٠	٠ر٢٨

٤	٢٢ر٨	٢٣ر٦	٢٠ر٠
٥	٢٧ر٠	٣٢ر٤	٢٦ر٠
٦	١٤ر٤	١٥ر٨	١٢ر٦
٧	١٠ر٨	١١ر٣	١٣ر٦
٨	٢٥ر٢	٢١ر٢	١٣ر٦

القصيرة أو الذراع الطويلة للكرومسوم Y . وعند حدوث تبادل بين الكروموسوم X والذراع القصيرة للكروموسوم Y فان العبور قد يقع الى يمين أو الى يسار الجين « قصير الأشواك » (bb) ولكن تكون حالات العبور مع الذراع الطويلة دائما الى يمين bb أى بين bb والسنترومير وعلى ذلك يكون الكروموسوم X مناظرا للكروموسوم Y فى منطقتين منفصلتين .

ولا يبدو أن هناك تناظرا من المناطق المستطرفة للذراع الطويلة من الكروموسوم Y مع أى جزء معروف من الكروموسوم X . وتدل بيانات لندسلى ، التى حصل عليها عن طريق استخدام حالات انقلاب تشمل المنطقة الهتروكروماتينية فى الكروموسوم X على امكان وجود خمسة مقاطع تناظرية بين X و Y . غير أن التزاوج والتبادل يتوقفان على قوى غير نظيرية تكنها قوى نوعية خاصة بالهتروكروماتين .

وقد تبين أيضا أن معدل الانفصام بين الكروموسومين X الملتحمين فى الاناث ، عن طريق تبادل مع الكروموسوم Y ، لا يتغير بوجود تغيرات تركيبية خليطة بالاتوسومات مما يجعلنا نتأكد الى حد معقول ان العمليـــة ميتوزية وليست ميوزية (كوبر ١٩٤٦ ب) .

الا أنه يظهر فى بعض الكائنات ارتباط جزئى بالجنس لجينات معينة. ويقع هذا فى الحالات التى لا يكون فيها الكروموسوم Y مكونا كليه من الهتروكروماتين وحيث يكون الجزء اليوكروماتينى من الكروموسوم Y مناظرا لمنطقة مشابهة فى الكروموسوم X . والارتباط المطلق (التـام) بالجنس يوجد فقط فى حالة الجينات التى تقع فى الأجزاء غير النظيرية أو المميزة من الكروموسومين X أو Y والتى لا يجرى بها عبور . فمثــلا يعرف بالانسان جينات تسلك طابعا من الارتباط المطلق (التام) بالكروموسوم

X أو أخرى بالكروموسوم Y الى جانب ثالثة ذات طابع للارتبـــاط الجزئى بالجنس • ويعرض نوع من السمك ، ليبستس والنبات ميلاندريوم طابعا مماثلا من هذا الارتباط •

العبـــور الميتـــوزى

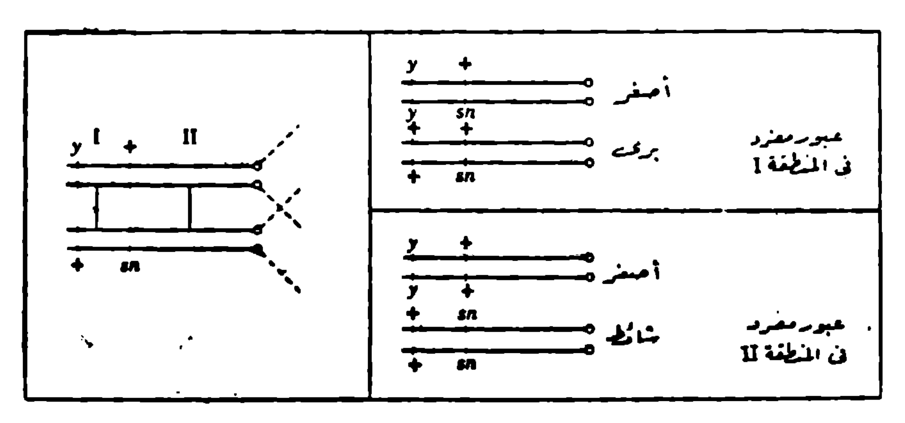
من الواضح أن حدوث العبور ، فى معظم الكائنات ، مقصور على الأنسجة التوالدية حيث يصاحب الانقسام الاختزالى (الميوزى) عند تكوين الجاميطات (أو الأبواغ) المذكرة أو المؤنثة • على أن العبور يحدث أيضا فى الأنسجة الجسمية فى الدرسوفلا ميلانوجاستر ولو أن ذلك يجرى بمعدل أشـــد ندرة بكثير عما نجده فى الأنسجة التوالدية (سترن ١٩٣٦) • وترجع ندرته فى الكائنات الأخرى وارتفاع معدله نسبيا فى الدروسوفلا ، دون شك الى التلاصق غير العادى الذى يحصل بين الكروموسومات النظيرة فى الخلايا الجسمية (متز ١٩١٦) ، والذى يمكن أن يؤدى الى تكوين تشـــكيلات تشبه الكيازما (كاوفمان ١٩٣٤) • غير أنه يبدو أن النويات الثنائيـــة المجموعة الكروموسومية التى تستحدث صناعيا فى ميسليات الاسبرجللس نيديولانز والاسبرجللس نيجر تدخل فى « عملية ميوزية » ميتوزية تؤدى الى توزيع للجينات دون اختزال الى الحالة الاحادية المجموعة « بونتكورفو ١٩٥٢ ، ١٩٥٣ » • ولربما يكون العبور الميتوزى أكثر انتشارا مما يعتقد عموما ، ولكن لا يتسنى اكتشافه الا تحت ظروف تجريبية محكومة فى دقة •

ومن قبل افترض بردجز (١٩٢٥) استبعاد كروموسومات X معينة من الخلايا الجسمية فى اناث خليطة لعدد من الجينات وذلك نتيجة وجـــود الموقع « ضئيل الأشواك ـ ن » (M-n) فى الكروموسوم المستبعد • ولما كانت الجينات المتنحية موجودة فى الكروموسوم X الذى لم يستبعد ،فان الاناث التى تبدو برية المظهر ـ دون استبعاد ـ يظهر بها مواضع موزايكية تتميز بالمظاهر المتنحية (نتيجة الاستبعاد) •

وأثناء البحث عن تفسير لهذه الظاهرة ، اكتشف سترن (١٩٣٦) أن الموزايكية لا تنشأ بسبب استبعاد كروموسومات معينة ولكن بسببعبور ميتوزى متبـــوع بتوزيع ميتوزى عادى للكروماتيدات ـ وقد استخدم الجينان

y (أصفر الجسم) و sn (شائط الأشواك والشعور) لأنه يمكن تمييز المواضع الأصيلة أو الأحادية الاليل للجينين y و sn بسهولة فى وسط المظهر البرى المحيط بهذه المواضع فى الانثى الخليطة ٠

وفى تجربة نموذجية ، استخدمت فيها أنثى بالتركيب y+/+sn ظهرت الموزايكية على نحو عام كبقع توءمية متساوية الحجم نسبيا تظهر احداها المظهر الأصفر والأخرى المظهر الشائط ٠ وبمعدل أقل ظهرت بقع صفراء فقط وبمعدل أقل شدة ظهرت البقع الشائطة وحدها ٠ ويمكن تفسير ذلك بسهولة (شكل ٨ ـ ١١) اذا فرضنا أن البقع التوءمية قد نشأت نتيجة عبور بين sn والسنترومير فى المرحلة الرباعية الخيوط ، والبقع الصفراء نتيجة عبور بين y و sn والبقع الشائطة نتيجة عبور مزدوج أحدهما بين sn والسنترومير والآخر بين y و sn ٠ ويمكن تفسير قلة حدوث البقع الصفراء على أساس قصر المسافة الخريطية بين y و sn وندرك بالطبع أن العبور المزدوج هنا يكون نادرا ٠ ويتوقف حجم البقع على وقت التكوين الذى حدث عنده العبور ٠



شكل ٨ ـ ١١ : العبور الميتوزى فى د ٠ ميلانوجاستر ٠ يؤدى العبور المفرد بين y و sn (المنطقة ١) الى تكوين بقع صفراء مفردة فقط ، بينما يؤدى العبور المفرد بين sn والسنترومير (المنطقة الثانية) الى تكوين بقع توءمية ، ولا يمكن الحصول على بقع sn مفردة الا اذا حدث عبور مزدوج فى المنطقتين ١ و ٢ معا ٠

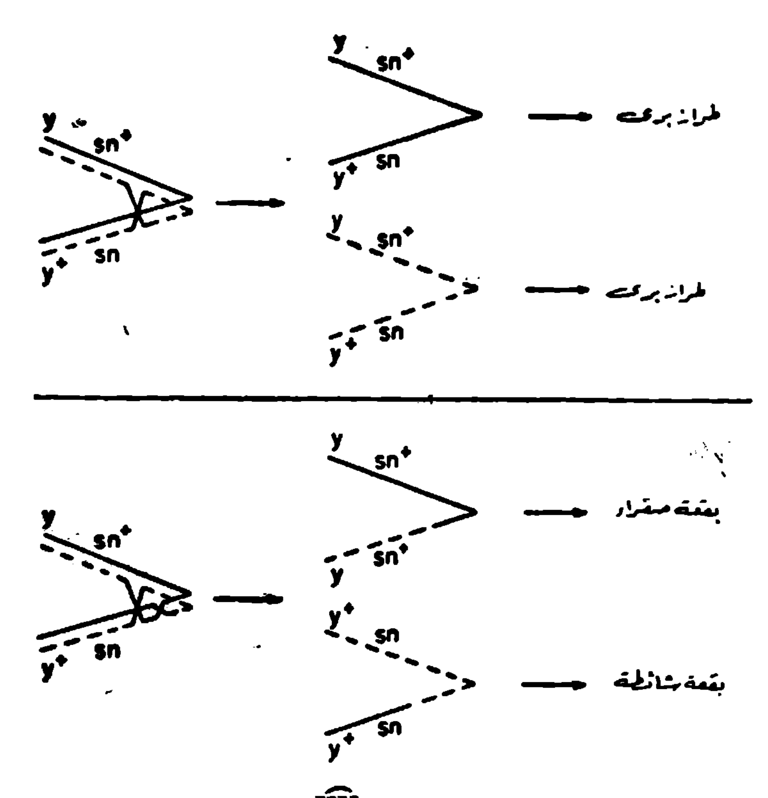
وقد بينت تجارب اضافية أجراها سترن أن عوامل أخرى تؤثر على العبور الميتوزى وهى : (أ) أن الظاهرة ليست مقصورة على الكروموسوم X فقد وجدت أيضا فى الاتوسومات ٠ (ب) أن المواقع المختلفة لضئيل الأشواك

«M» التى يوجد منها عدد كبير ، تتسبب فى زيادة معدل العبور الميتوزى الى اليمين من sn ، وأن هذه المواقع تضفى درجات مختلفة من التأثير وكانت المواقع المرتبطة بالجنس منها ذات تأثير فى رفع المعدل يزيد على تأثير المواقع الموجودة على الاتوسومات • (ج) أظهرت مواقع ضئيل «M» الموجودة على الكروموسوم الثالث نوعية غريبة تتلخص فى أنها تحد من حدوث العبور الميتوزى فيقتصر على الذراع الموجودة به • (د) وكما فى الاناث ، يقع العبور الميتوزى أيضا فى الذكور ولكن بمعدل أقل (هـ) يقع داخل الانقلاب فى الحالات الخليطة له ويؤدى الى تكوين جسور كروماتينية وكذلك بين كروموسوم X خلقى وكروموسوم X عادى ، (و) بمقارنة العبور الميتوزى على درجتى الحرارة ٣٠° مئوية و ٢٥° مئوية وجد أن الأولى خفضت معدل حدوثه (سترن ورنتشلر ١٩٢٦) • وهذا التأثير الأخير على العكس تماما من المعروف عن زيادة معدل العبور فى الخلايا التوالدية التى تصحب درجات الحرارة المرتفعة • ويستدل على استقلال معدل العبور ، الميوزى والميتوزى ، من المشاهدة الملحوظة بأن الجين C 3 G الذى يكبت عمليا كل العبور ـ الميوزى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر ليس له تأثير مطلقا على معدل العبور الميتوزى (ليكريك١٩٤٦) •

ولقد بحث شوارتز أيضا (١٩٥٤ ، ١٩٥٥ أ) موضوع العبور الميتوزى فى كروموسومى X الملتحمين ($\widehat{XX}$) حيث وجد أنه يقل كثيرا عن معدله فى كروموسومى X المنفصلين وذلك حتى فى وجود الموقع الاوتوسومى ضئيل (٣) y y (3) «M» ، ولكنه يزداد كثيرا اذا تركت الاناث لتصل الى عمر متأخر قبل تلقيحها • وكما اقترح براون وهاناه (١٩٥٢) • فى دراستهما عن عدم ثبات الكروموسومات الحلقية فى الدروسوفلا ، يعتقد أن هذا راجع الى العبور بين الخيوط الشقيقة • ولكن تتركز أهمية دراسة شوارتز فى دلالتها القوية على أن الكروماتيدات الجديدة التكوين هى التى تدخل فى العبور بين الذراعين النظيرتين مع حدوث العبور بين الخيوط الشقيقة بين كروماتيدة قديمة وأخرى حديثة (شكل ٨ ـ ١٢) • وعلى الرغم من أن هذه النظرية مغرية فان براون ، ولشونز (١٩٥٥) لم يتمكنا من تأكيد بيانات شوارتز فى أن العبور الميتوزى يزداد مع ارتفاع عمر الاناث •

العبور غير المتكافىء

تدل بيانات العبور التى جمعت من مصادر عديدة أنه عند حدوث تبادل بين كروماتيدتين نظيرتين فان ذلك يتم عند موقعين ، يتماثل الواحد منهما



شكل ٨ ــ ١٢ : العبور الميتوزى فى اناث $\widehat{XX}$ فى د · ميلانوجاستر (أعلى) العبور بين الكروماتيدتين الجديدتى التكوين (الخطوط المتقطعة) (أسفل) مماثل للحالة اعلاه ولكن مصحوبا بعبور بين كروماتيدتين شقيقتين يحدث بين كروماتيدة قديمة واخرى جديدة ·

تماما مع الآخر من حيث الموضع · ويضمن هذا النظام الدقيق للتبادل بقاء عدد الجينات فى الكروموسوم كما هو بصرف النظر عن عدد مرات التبادل التى يشترك فيها · كما أنه يدل حتما على أن التلاصق الذى يسبق العبور يلزم أن يكون فى درجة مساوية من الدقة . فتتزاوج الجينات النظيرة مع جينات نظيرة لها ·

فلو أن النظام الذى يجرى به العبور كان أقل نوعية من حيث مستويات التناظر فى الكروماتيدتين العبوريتين . كنا نتوقع أن تكــون حالتا الاقتضاب والتكرار أشد كثرة مما هو معروف · وقد تبين هذا فى وضوح ملحوظ من الحالة الخاصة « بالجين » عودى العين فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر والتى تعتبر الآن كحالة كلاسيكية · فمن قبل ، كان «عودى»

يعتبر كمثل لأحد المواقع الفائقة الطفور ، يرتد الى الطراز البرى أو الى طراز للعودى أكثر تطرفا (عودى مزدوج) بمعدل أعلى من المعروف للمواقع الأخرى. غير أن « عودى » كان مختلفا عن باقى الجينات فى الحقيقة بأن « طفوره » سواء الى العادى أو الى « العودى المزدوج » كان دائما مصحوبا بعبور قريب من موقعه (سترتفانت ومورجان ١٩٢٣) . ومنذ ذلك الوقت ، أمكن وراثيـا وسيتولوجيا (شكل ٦ ــ ٧) بيان أن « عودى » يرتبط بتكرار ردفى عادى التوالى (التتابع) وأنه ليس طفرة بالمعنى الحقيقى للكلمة وأن « طفــوره الزائد » هو نتيجة لعبور غير متكافىء (سترتفانت ١٩٢٥) .

وعند تلقيح اناث بالتركيب +B+/f B fu (« متفرع f » ٧ر٥٦ و « عودى B » ٠ر٥٧ و « ملتحم fu » ٥ر٥٩) من ذكور أصيلة متنحية ، فان الأفراد العادية أو العودية المزدوجة التى تظهر فى النسل ، والتى تكون نسبة مئوية ضئيلة منه تكون دائما f+ أو +fu . ولا يمكن أن يعنى هذا الا أن العبور يحدث بين f و fu كلما نشأت «طفرة» العودى . وكذلك فان الذكور العودية لم تعط أبدا فى نسلها أفرادا مرتدة أو عودية مزدوجة ، كما هو المتوقع فى غياب العبور . والشكل ٦ ــ ٧ به رسم تخطيطى يوضح الطريقة التى تحدث بها هذه العملية . والظاهر أن القسم الأيسر فى أحد النظيرين يتزاوج مع القسم الأيمن فى النظير الآخر ويؤدى العبور فى هذا الجزء المتزاوج الى كروموسوم عادى به قسم واحد (ارتداد) ,وكروموسوم عودى مزدوج به ثلاثة أقسام .

وبالرغم من أن « عودى B » ذاته ليس طفرة حقيقية فانه من الممكن أن تحدث طفرات فى الموقع « عودى » (سافون ١٩٤٣) . والطفرة « تحت العودى B^i » هى احدى هذه الطفرات . وهى تشبه « عودى » ولكنها مميزة عنها وهى مثل « عودى » فى كونها ترتد الى العادى أو تعطى « تحت العودى المزدوج $B^i B^i$ » عن طريق عبور غير متكافىء . ولكن لا يمكن استعادة « عودى » الا عن طريق الطفور .

ولكى يجرى العبور غير المتكافىء لابد أن يكون الترتيب داخل كل قسم من الأقسام المكررة المتجاورة بنفس التوالى العادى . والفشل فى اكتشــاف عبور غير متكافىء فى كثير من حالات التكرار المشتبه فيها فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ينشأ من الحقيقة فى أنه يبدو أن الغالبية العظمى لهذه التكرارات

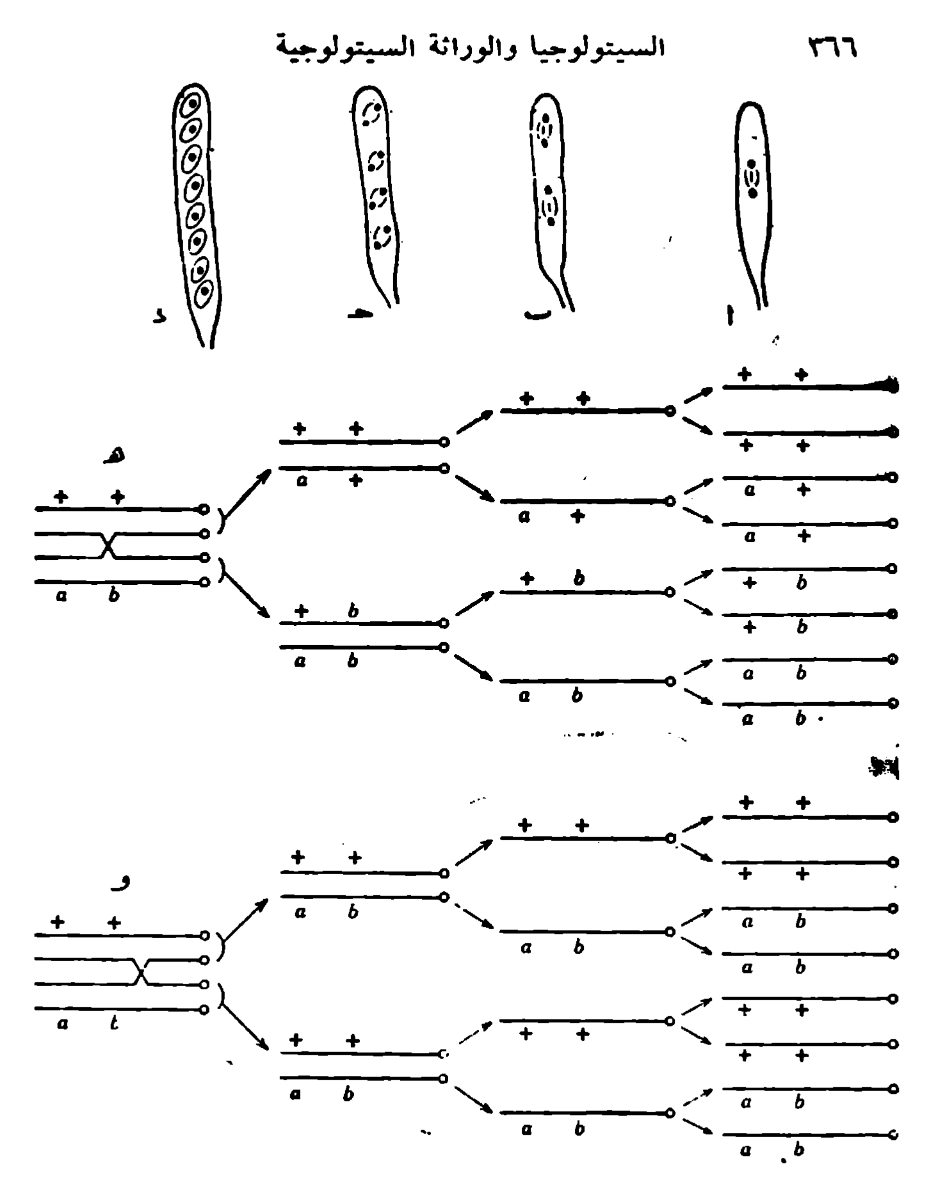
من الطراز المعكوس • والظاهر أن « عودى » ليست الا حالة استثنائية (بردجز ١٩٣٥ ، لويس ١٩٤٥) • غير أن حالة الموقع A في الذرة ، هي كما تظهر حالة لتكرار ردفي عادى التوالى (لونان ١٩٥٥) يستعاد فيها ، عن طريق العبور غير المتكافىء ، ألفا وبيتا ، المكونين للموقع ، كل منهما مستقل عن الآخر •

تحليل الرباعيات البوغية فى النيوروسبورا

أشرنا فى مناقشة سابقة عن نشأة الكروماتيدات العبورية ، الى أنه من الممكن أن تنشأ الكروماتيدات اللاعبورية ، والمفردة العبور من وحدات تزاوجية ثنائية حدث بها عبور متعدد • ففى الدروسوفلا ، تعالج موضوعات النشأة على أساس احصائى غير مباشر وليس عن طريق تحليل مباشر لجميع الكروماتيدات الناتجة من خلية ميوزية واحدة • وتدل البيانات التى حللت على هذا النحو على أن التداخل الكروماتيدى لا أثر له فى الدروسوفلا وأن طرز العبور المزدوج ، الثنائية والثلاثية والرباعية الخيوط تحدث بالمعدلات المتوقعة على أساس عشوائى •

على أنه يمكن معالجة هذه المسائل مباشرة فى عفن الخبز الأحمر نيوروسبورا كراسا ، حيث انه لا يمكن فقط ، من الزق الواحد ، استرجاع جميع الكروماتيدات الأربعة الناتجة من احدى الرباعيات البوغية بل نحصل عليها فى ترتيب تسلسلى يهيىء معلومات عن عدد وطرز العبور الذى يحدث ، ومبين بالشكل ٨ ــ ١٣ طريقة هذا الانقسام وهذا الانعزال • وهناك دليل قوى على أنه ، فى العادة ، لا تنزلق الأبواغ الزقية أحدها عبر الآخر داخل الزق (يحدث بمعدل أقل من ١٪) وعلى ذلك يمكن عن طريق عزل الأبواغ الزقية بالترتيب وتعيين تراكيبها الجينية توفير أدلة تهدى الى حقيقة الأحداث التى تجرى وقت العبور • وكذلك لما كان السنتروميران المتناظران ينعزلان الواحد عن الآخر بانتظام فى الانقسام الأول (ومع ذلك انظر بركنز ١٩٥٥ للحالات المناقضة) فانه يمكن تعيين بعد أى جين عن السنترومير ، كما يمكن تعيين المسافات بين الجينات المرتبطة من معدلات العبور مباشرة •

وقد بحث هولاهان وبيدل وكالهون (١٩٤٩) وباريت ونيوماير وبركنز وجارنجوبست (١٩٥٤) بالتفصيل الطرق والصعوبات الفنية فى وضع



شكل ٨ ـ ١٣ : الانقسامات الميوزية والانعزال فى النيوروسبورا (أ) فى الدور الانفصالى الأول • (ب) الدور الانفصالى الثانى (جـ) الدور الانفصالى فى الانقسام الميتوزى التالى للميوزى (د) زق ناضج به ثمانية أبواغ زقية • (هـ) السلوك فى زوج من الكروموسومات النظيـــرة والانعزال لزوجين من الجينات (a و b) فى حالة حدوث العبور بين الجينين • فالانقسام الأول انشطارى للجين a واختزالى للجين b بينما هو فى الانقسام الثانى عكس ذلك تماما (و) نفس الشيء كما فى هـ فيما عدا أن العبور قد حدث بين الجين b والسنترومير معطيا انعزالا انشطاريا فى الانقسام الأول • واختزاليا فى الانقسام الثانى لكلا الجينين • الترتيب التتابعى للكروماتيدات كما سينعكس من الترتيب التتابعى للابواغ الزقية داخل الزق الا فيما عدا ما يقع أحيانا من انزلاق الأبواغ واحدا منها عبر الآخر •

خرائط لسبع مجموعات ارتباطية • كما عالج أيضا بابازيان (١٩٥٢)وبركنز (١٩٥٥) موضوع تحليل الرباعيات البوغية ، فى حين أوضحت ماكلنتوك (١٩٤٥) وسنجلتون (١٩٥٣) الحالة السيتولوجية لهذا النوع • وتدل النتائج على أن العبور فى النيوروسبورا لا يختلف كثيرا عنه فى الكائنات الأخرى والفارق الرئيسى عنه فى الدروسوفلا هو عدم وجود الطابع العشوائى على نحو ملحوظ ، بين طرز العبور المزدوج (لندجرن ولندجرن ١٩٣٧ ، ١٩٣٩ ، ١٩٤٢ ، هويتهاوس ١٩٤٢) • فاذا لم يكن هناك تداخل كروماتيدى فان معدلات العبور المزدوج للطرز الثنائية والثلاثية والرباعية الخيوط تكون بالنسبة ١ : ٢ : ١ على الترتيب ، ويؤدى وجود تداخل كروماتيدى ايجابى الى زيادة فى الطرازين الثلاثى والرباعى الخيوط ، بينما يؤدى التداخل السلبى الى زيادة فى الطراز الثنائى الخيوط • وهذان النوعان من التداخل يحدثان فى النيوروسبورا كراسا (لندجرن ولندجرن ١٩٤٢) • ولكن الحقيقة التى تستدعى كل انتباه هى أن زيادة العبور المزدوج من الطراز الثنائى الخيوط فى اثنين من الكروموسومات التى اختبرت تقع عندما يحدث التبادلان بطريقة مماثلة على جانبى السنترومير • وفى المناطق الأخرى لهذين الكروموسومين قد يقلل التبادل الأول فرصة حدوث التبادل الثانى بين نفس الكروماتيدتين أما فى النيوروسبورا سيتوفيلا فقد وجدت زيادة فى العبور المزدوج الثلاثى الخيوط عبر السنترومير (بركنز ١٩٥٥) •

وكذلك تقدم بيانات العبور فى النيوروسبورا دليلا على وجود تداخل كيازمى سلبى حيث قد وجدت زيادة واضحة فى العبور المزدوج والثلاثى والرباعى • وتتفق هذه النتائج مع ما وجد من زيادة فى العبور المزدوج الثنائى الخيوط فى الفيولا وفى بعض الفيران المعينة ، لتعطى نسبة مئوية من الاتحادات الجديدة أعلى من ٥٠٪ (هويتهاوس ١٩٤٢) •

ومن العسير أن نفسر طوابع العبور هذه على أساس أى من النظريات الفرضيه الجارية الخاصة بالعبور • ولو أن نظرية بللنج (انظر فيما بعد) ترجع حدوث زيادة فى العبور المزدوج الثنائى الخيوط عما يقابله من الطرازين الثلاثى والرباعى • ومع هذا يتضح أن النيوروسبورا ، بصفة خاصة ، كائن صالح لدراسة ديناميكيات العبور وخصوصا أنه من الممكن الآن تكوين مجموعات ارتباطية مناسبة •

الاتحادات الجديدة فى البكتريا وفى الفيروسات

ظلت طبيعة التغيرات الوراثيـة فى الكائنات الدقيقة مثـل البكتيريا والفيروسات موضوع نقاش لمدة طويلة ٠ والى وقت حديث ، كان الفرض بأنها فى طبيعتها أحادية المجموعة ، وعدم معرفتنا بوجود طور جنسى بها ، مانعا من اجراء تحليل وراثى للتباين فيها ، الأمر الذى لايمكن بدونه عمل تقسيم للتغيرات الوراثية الى طفرات جينية أو شذوذ كروموسومى أو وراثة سيتوبلازمية ٠

وانه لصحيح ، أنه قد أمكن بيان أن الخلية البكتيرية بها جسـم شبيه بالنواة ايجابى لاختبار فولجين ، الا أنه رغم الدراسات الكثيرة التى أجريت فان الصورة السيتولوجية لايزال يحوطها بعض الشك (ديلاماتر ١٩٥١ ، ١٩٥٣ ، بيسيه ١٩٥١ ، ١٩٥٢ ، ١٩٥٥) ٠ ومن ناحية أخرى فان حجم هذه الخلايا يصل الى الحد الذى لا يجعل الفشل فى توضيح وتعريف تركيب وعدد الكروموسومات على وجه التأكيد أمرا يدعو الى العجب ٠ وذلك لأن الكروموسومات لابد وأن تكون غاية فى الدقة ٠ بيد أن أمر حدوث الطفرات فى الكائنات الدقيقة وكونها تماثل فى طبيعتها الطفرات فى الكائنات الراقية لهو أمر يمكن استخلاصه من ثبات هذه الطفرات وتكوينها للاتحادات الجديدة وامكان ارتدادها ، ومعدلات استحداثها بالعوامل المطفرة (ليدربرج ١٩٤٨ تاتوم وبركنز ١٩٥٠) ٠

وقـد هيـأ اكتشـاف امكـان حدوث تبادل الجينـات فى البكتـريا والفيروسات البكتيرية (البكتريوفاجات) اختبارا دقيقا لصحة نظرية الطفرة فى الكائنات الدقيقة ٠ ويحدث هذا التبادل عند الجمع معا لسلالتين مختلفتين فى التركيب الوراثى ٠ وبالرغم من أنه ، فى الوقت الحاضر ، لم يتضح الأمر بعد الى درجة محاولة بناء صورة كاملة للنظام الوراثى كما يوجد فى الخلية البكتيرية أو الحبيبة الفيروسية ، فان هذه الاكتشافات تخدم فى أن تدفع الكائنات الدقيقة الى التوافق وراثيا مع النباتات والحيوانات الراقية ٠

ولقد ثبت على وجه التأكيد تكوين اتحادات جديدة فى بكتريا القولون اشريشياكولاى ، نتيجة لأعمال ليدربرج الباهرة (ليدربرج وتاتوم ١٩٤٦ ، ليدربرج ١٩٤٧ ، ١٩٤٨ ، ليدربرج وليدربرج وتسندر وليفلى ١٩٥١ ، هيز ١٩٥٣) ٠ ويتألف التكنيك أساسيا فى زرع خليط كثيف من سلالتين من

اشريشيا كولاى بهما عوز غذائى ومتعددتين للطفرات ولكن غير متشابهتين ، على أطباق بيئية أجارية تنقصها الاحتياجات المعينة اللازمة للنمو • وتشمل الجينات الواسمة ، الجينات التى تحكم المقاومة أو الحساسية للبكتريوفاج وللمضادات الحيوية كما تحكم عمليات تخليق كيميائية حيوية مميزة • وقد جهزت البيئة الغذائية بحيث لا يمكن أن تنمو عليها أية واحدة من السلالتين بمفردها • غيرأنه عند خلط السلالتين تظهر بعض المستعمرات البكتيرية العرضية بمعدل ١ :٦١٠٠ والتى تكون غذائيا برية الطراز من حيث انها لم تعد فى حاجة الى موادتكميلية من أجل النمو • وتعرف هذه بأنها « برية أو أولية الاغتذاء » بالمقارنة مع « التكميلية الاغتذاء » وهى التى يكون بها عوز غذائى • وبالرغم من أن معدل ظهور المستعمرات البرية الاغتذاء منخفض جدا بوجه عام فانه مع ذلك لا يزال أعلى بكثير مما يمكن تفسيره على أساس توافق طفور عكسى لعدد من الجينات المستقلة •

وعلى هذا فان الاستخلاص الذى يمكن أن نخرج به هو وجود صورة ما من النظام « الجنسى » يسمح بتبادل المادة الوراثية واعتبار المستعمرات البرية الاغتذاء قسما من الاتحادات الجديدة فى النسل أما القسم المكمل الذى يشمل الاتحادات الجديدة التى يعوزها عدد من عوامل التغذية فانه لا يمكن الحصول عليه باستخدام البيئة الغذائية الدنيا • وبما أنه يمكن اختبار الجينات التى تحكم المقاومة أو الحساسية للبكتريوفاجات أو لمضادات الحيوية مستقلة عن الجينات التى تحكم التخليق الكيميائى الحيوى ، فان الواقع فى أنها هى أيضا تتفق مع العقيدة العامة عن تكوين الاتحادات الجديدة يعتبر برهانا اضافيا على أن المادة الوراثية فى النواة البكتيرية يجرى بها عملية تكوين اتحادات جديدة • وقد توافر ما يدعم هذا الرأى أيضا بما أمكن بيانه من أنه فى حالة استعادة الطرز البرية الاغتذاء من خليط لثلاث سلالات موسومة ، فان أية منها لا يظهر الا خصائص اثنتين فقط من هذه السلالات • ولم يحدث أبدا أن ظهرت بأية منها خصائص الثلاث ، وبهذا يمكن استبعاد الاحتمالات فى أن يكون المسئول عن تكوين الطرز الاتحادية الجديدة عاملا كيميائيا قابلا للانتشار •

وقد تبين أنه من العسير جدا ارساء مجموعات ارتباطية مستتبة فى الاشريشيا كولاى ، غير أنه لا يوجد شك فى أن بعض الجينات مرتبطة وأن سلوكها فى الحالتين التجاذبيـة والتنافرية يتبـع التوقعـات الانعـزالية التى

تعطى خرائط جزئية للارتباط • وقد أشار هايز (١٩٥٣) الى أنه يوجد ثلاث مجموعات ارتباطية على الأقل وهو ما يؤيده بحث ديلامتر السيتولوجى (١٩٥٣) • ولكن ليس بوسعنا الا أن نقبل الآن مؤقتا ومع التحفظ أن العدد الأحادى هو ثلاثة ، وذلك بسبب ما يحيط بالدراسات السيتولوجية من شك وما يظهر من عدم الثبات والتباين فى تعبير الارتباط (ليدربرج وتاتوم ١٩٥٤) •

وقد أمكن فصل خلايا ثنائية المجموعة خليطة يجرى بها الانعـــزال باستمرار ودرست أسباط النسل الخلوى (زيلله وليدربرج ١٩٥١) • ولكن فى الوقت الذى أظهرت فيه بعض الخلايا انعزالا فى حالة خليطة لم يظهر انعزال فى البعض الآخر • وبالأخص ، يبدو أن الجينين Mal و S يكونان دائما فى الحالة الأصيلة الأحادية الاليل فى الوقت الذى تكون فيه مواقع أخرى فى حالة خليطة (ليدربرج ١٩٥٥ أ) ، مما يشير الى وجود تفضيل لفقد المنطقة Mal - S بعد تكوين الزيجوت فى خلية ثنائية المجموعة الا فيما يختص بهذه المنطقة •

ومن الواضح الآن أن تكوين الاتحادات الجديدة الوراثية فى البكتيريا يتضمن نظاما جنسيا لا يختلف كثيرا عن الموجود فى الكائنات الراقية من حيث حدوث تزاوج الخلايا • ومن المحتمل جدا أن ذلك يتبعه اندماج للنويات ثم الانقسام الميوزى • ويتبين من انعزالات النسل أن الاتحادات الجديدة للمواد الوراثية تجرى ، ولكن مع وجود فارق واضح عما يحدث فىالكائنات الراقية ، وذلك أن أفراد النسل التى بها الاتحادات الجديدة تظهر عـــلى نحو يشير بحدوث انتقال الجينات فى اتجاه واحد • فهناك عامل F لا تعرف طبيعته ، يعين التوافق الجنسى ، والبكتيريا التى تحمـــل F (ويرمز لها F^+) تكـــون الخلايا الواهبـــة فى حـــين تكـــون البكتـــيريا التى تعوزه F^- الخلايا المتسلمة ويكون الانتقال الوراثى من الخلايا F^+ الى الخلايا F^- • ولا تعطى الخلايا F^- نسلا به اتحادات جديدة فقط ولكنها تتحول أيضا الى التركيب F^+ • ومن ناحية أخرى ، فانه يمكن أن تنتقل F من خلايا F^+ الى خلايا F^- دون أن يصحب ذلك انتقال وراثى آخر • وفى بعض الحالات قد تنتقل F الى جميع الخلايا F^- ولكن لا يصاحب هذا الانتقال تكوين اتحادات جديدة وراثية الا فى ٣٪ ـ ٤٪فقط من المرات (هيز ١٩٥٣) • وقد صرح هيـــز أنه يبـــدو أن F^+ ليس الا

بكتريوفاجة معتدلة ولكن لم يتبين ذلك عمليا وبصفة قاطعة للآن (ليدربرج ١٩٥٥ أ كافللى وليدربرج وليدربرج ١٩٥٣) ولا يمكن فصل العامل F من الخلايا التى تحمله كما أنه لابد من حدوث اندماج بين الخلايا حتى يتم انتقال F أو المواد الوراثية ٠

وعلى ذلك فان التوافق الجنسى فى ايشريشيا كولاى يعتمد على وجود أو غياب F ٠ فهناك عدم توافق فى التلقيحات $F^- \times F^-$ ونجاح الى حد محدود فى التلقيحات $F^+ \times F^+$ والى أقصى حد فى التلقيحات $F^+ \times F^-$ ويبدو أن العامل F تحت معظم الظروف التجريبية ليس بالموقع الوراثى حيث انه لا يظهر أى ارتباط مع أى جينات أخرى . ويؤيد ذلك الملاحظة بأنه يمكن ، تحت ظروف معينة ، استنفاذ F^+ من الخلايا F وتسلك بعد ذلك كالخلايا F^- ٠ على أن دراسات ولمان وجاكوب (١٩٥٥) وادامز (١٩٥٥) تشير الى أن العامل F قد يكون بالفعل موقعا يحمل الكروموسوم البكتيرى

وباستعمال عامل آخرمشتق من F^+ ويسمى Hfr يزيد من معدل الاتحادات الجديدة ألف مرة على التى نحرزها مع F^+ امكن الحصــول على معدلات للاتحادات الجديدة من المستوى ١٪ الى ١٠٪ من العدد الابتدائى لـ Hfr وفى سلالة معينة من اشريشياكولاى يؤثر Hfr على معدل الاتحادات الجديدة للجينات المرتبطة $TLAzV_1$ Lac Gal (عــوز الثريونين والليوسين والحساسية للازايد والحساسية للفيروس T_1 وتخمر اللاكتوز والجالاكتوز) ولكنه لا يؤثر على الجين غير المرتبط S^s (الحساسية للاستربتوميسين) ٠ ومن تلقيح بين سلالة بالتركيب $Hfr\ T^+L^+Az^sV_1^s\ Lac^+\ Gal^+s^s$ وبين سلالة بالتركيب $F^-T^-L^-Az^rV_1^r\ Lac^-Gal^-S^r$ يمكن انتخاب الاتحادات الجديدة عن طريق زرع الخلايا فى أطباق على بيئة غذائية يعوزها الثريونين والليوسين وتحتوى على الاستربتوميسين (مقاومة للاستربتومسين $T^+L^+S^r$) ويمكن اختبار هذه التراكيب الجديدة للجينات الأخرى المأخوذة من الاب (Hfr) ٠ وقد وجد أن ٩٠٪ من المجموعة $T^+L^+S^r$ وحساســة للازايد (Az^s) و ٧٥٪ حساسة للفيروس T^1 (V_1^s) و ٤٠٪ تخمـــر اللاكتوز (Lac^+) و ٢٥٪ تخمر الجالاكتوز (Gal^+)

ولكى يتفهم ولمان وجاكوب أساس النسب الغريبة لهذه التراكيب فقد

عطلوا عملية النضج فى فترات معينة ، ووجدوا أنه توجد فترة تأخر مدتها عشر دقائق قبل ظهور أية تراكيب أو اتحادات جديدة وعقب هـذه الفترة ظهرت المواقع Az^s , $L+$, $T+$ فى نفس الوقت ثم الموقع V_1^s بعد احدى عشرة دقيقة من التلقيح ثم الموقع Lac^+ بعد ١٨ دقيقة ثم Gal^+ بعد ٢٩ دقيقة . وهذا لا ينبىء فقط عن أن الجينات فى المجموعة الارتباطية مرتبة ترتيبا طوليا ولكنه يدل على أنها تدخل الخلية F^- فى ترتيب سـابق التعيين وفى سرعة بطيئة للدخول تسمح بقطع العملية عند مراحل مختلفة من اتمام احداث التزاوج . وينبىء هذا ثانية باشتراك بكتوريوفاج ناقل مشابه للذى يعمل فى السالمونللا (انظر أدناه) . غير أن فهم عملية تكوين الاتحادات الجديدة أصبح فى الوقت الحاضر فائق الحد فى صعوبته . هذا الا اذا كانت تقع بين كسرات من المجموعات الارتباطية وفى ترتيب متتال . والحقيقة أن ليدربرج (١٩٥٥ أ ، ب) أثار الاعتراض على تفسير ولمان وجاكوب بوجود انتقال متسلسل للمادة الوراثية أثناء الاخصاب ، ويعتقد أن الأفراد الخليطة جزئيا التى تنتج ترجع الى حدوث فقد بعد الانقسام الميوزى فى مجموعات الارتباط المنفصمة ولا ترجع الى اضافات قبل الانقسـام الميوزى .

والسالمونللا تيفيموريم ، بكتيرة أخرى تشبه الاشريشيا كولاى فى أنها تعطى نتيجة لتكوين اتحادات جديدة وراثية أفرادا برية الاغتذاء من خلط مزارع تكميلية الاغتذاء (ليدربرج وليدربرج وتسندر وليفلى ١٩٥١ ، تسندر وليدربرج ١٩٥٢ ، وتسندر ١٩٥٣ ، ١٩٥٥ وليدربرج وادواردز ١٩٥٣ ، ديمرك وبلومستراند وديمرك ١٩٥٥) . فمثلا عند مزج السلالتين التكميليتين للاغتذاء ، 2 A و 22 A وتربيتهما على بيئة آجار دنيا فانهما تعطيان أفرادا برية الاغتذاء بمعدل ١ : ١٠° . وللسلالات الأخرى القدرة على التغـير بنفس الطريقة بمعدل أقل أو أعلى . والى جانب هذا . فان الانتقال الوراثى كما فى أشريشياكولاى يحدث فى اتجاه واحد . وهو فى هذه الحالة يقع من 2 A الى 22 A .

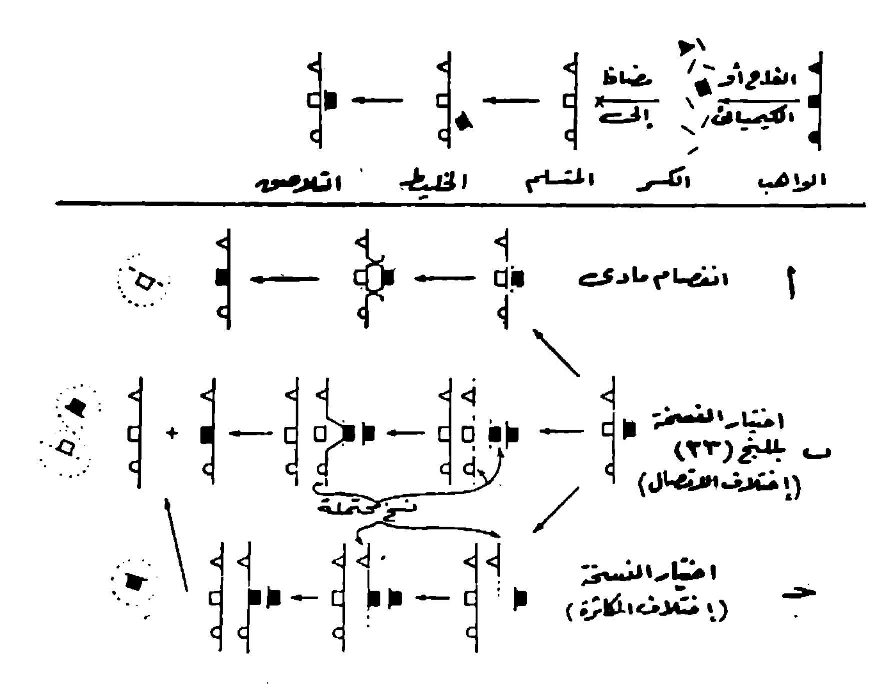
وسرعان ما يتضح وجود اختلافين يفصلان النظامين . ففى السالمونللا تيفيموريم ليس من الضرورى تلامس الخلايا أو حتى خلطها ولكن يمكن فصل حامل العدوى الذى يملك القدرة على الانتقال ، عن الخلايا المتحللة لنحصـل على تحضير فعال يحتوى على عنصر يمر بالمرشحات (FA) (وعلى هذا تكون

خلايا السلالة 2A خلايا واهبة FA^+ والسلالة 22 A خلايا متسلمة FA^-.
ويبدو أن الانتقال الوراثي لايشمل الا مواقع وراثية مفردة أو على الأكثر موقعين وثيقى الارتباط بدلا من مجموعات كروموسومية كاملة . والكائن الناقل هو بكتريوفاج وهذا النظام موجود أيضا في الاشريشيا كولاى الذى يعمل فيه البكتريوفاج المعتدل P1 كعامل ناقل (لينوكس ١٩٥٥) . وقد أمكن بنجاح نقل جينات مسئولة عن عمليات تخليق كيميائية حيوية وطوابع تخميرية ومقاومة لمضادات الحيوية وطرز أنتيجينية ، ولكنه واحد منها فقط فى كل مرة . ولهذا يبدو أن الوحدة المنقولة أصغر من مثيلتها فى النظام الجنسى لاشريشيا كولاى ، ولكن تحديد حجم الوحدة لا يكون بمعرفة حجم الجزء المنتقل بل من حجم الجزء المدمج فى المجموعة الارتباطية للعائل وقد سميت هذه الظاهرة « بالاستقطاع » . وتدل الدراسات على مجموعة من طوافر عوز السيستين (ديمرك وبلومستراند وديمرك ١٩٥٥) على أن الوحدة المدمجة قد تكون فى بعض الحالات أصغر من موقع وراثى واحد ، ولكنه رغم ذلك كبير للحد الذى يكفى لأن يكون مسئولا عن استقطاع أليل مفرد . غير أن هذه الناحية المعينة من الموضوع لها أهمية خاصة بالتركيب البنائى للموقع الوراثى وسنؤجل استمرار بحثه الى باب قادم .

ولم يوضح للآن الطريقة التى يتم بها اقتناء كسرة كروموسومية عن طريق الاستقطاع من خلية واهبة الى خليه متسلمة . وحيث ان الجزء الأعظم من المادة الوراثية للخلية الواهبة لا يمثل فى الخلايا الانعزالية التى تنشأ بعد الاستقطاع فانه يجب فرض : (١) أنه اذا أدخلت المادة الوراثية فى صورة مجموعة أحادية كاملة فى زيجوت فلابد وأن غالبية الهيئة الجينية المنقولة تستبعد قبيل أو أثناء الاختزال أو (٢) أن جزءا فقط هو الذى أدخل من البداية . ويبين شكل ٨ ـ ١٤ عددا من الطرق الممكنة لدمج كسرة فى كروموسوم للعائل عند وقت تكاثر الكروموسوم . وقد تكون عملية الادماج مباشرة أو عن طريق عبور مزدوج . وليس لدينا للآن دليل قاطع يسمح لنا بالاختيار بين هذين الاحتمالين .

وتتمتع ظاهرة الاستقطاع التى وجدت بالسالمونللا تيفيموريم بخصائص معينة تماثل «عمليات التحول» التى تحدث فى بكتيريا النيمو كوك (تسندر١٩٥٣، هوتشكيس ١٩٥١ ، ١٩٥٥ ، يوفروسى ـ تايلور ١٩٥١ ، ١٩٥٥) . وقد استحال الى الآن ، فى الاستقطاع ، فصل المادة الوراثية التى تهبها خلية

عن البكتريوفاجة الناقلة لها ، مما يترك شكا حول أمرين ، هـل المـــادة المستقطعة تكون جزءا متكاملا من البكتريوفاجة ؟ أو هل البكتريوفاجة لاتتعدى كونها حاملا ينقل المادة الوراثية الى الخلية المتسلمة وقت حدوث العدوى ؟ غير أنه يلزم أن تكون المادة المستقطعة داخل الغلاف البروتيني للفيروس ، حيث ان الانزيمات لا تؤثر فى المادة المستقطعة ولا فى قدرة الفيروس على احداث الاستقطاع •



شكل ٨ ــ ١٤ : طرق محتملة يمكن بها ادماج الكسر المستقطعة التى يحملها البكتريوفاج أو التى دخلت كعنصر محول ، فى كروموسوم عائل بكتيرى • (فى القمة) المراحل التمهيدية للانفصام وادخال الكسر فى الخلية المستقبلة (أ) ، (ب) ، (جـ) الطرق الثلاث التى يمكن أن يحدث بها الادماج •

والموقف فى بكتيريا النيموكوك أكثر وضوحا نوعا ما • فلا يدخل فى الامر بكتريوفاج ناقل ، وأمكن استخلاص العنصر المحول فى صورة عالية من النقاوة ، كما أمكن بيان أنها حامض نووى ديزوكسى ريبـــوزى (DNA) وكما فى الاستقطاع يتألف العنصر المحول من مواقع وراثية معينة ، تسهم بها خلية واهبة يمكن استخلاصها منها ، ثم تدمج فى خلية عائلة كمادة يمكن

توريثها • فعلى المفهوم الوراثى هى استبدال أليل من العائل بأليل نظير له من الخلية الواهبة • فلا تكسب أو تخسر خلية العائل مواقع وراثية ولكنها تستبدل أحد الأليلات بأليل آخر •

والمواقع التى يحدث بينها التبادل تكون دائما نظيرية • وبصفة عامة ، لا يدخل فى أى عملية تحول سوى مواقع مفردة ولا يحدث التحول فى خلايا المزرعة بأكملها بل فى خلايا مفردة منها • ولكن هوتشكيس (١٩٥٥) قد أشار الى أن بعض حالات التحول تشمل مواقع مرتبطة ، فمثلا تتلازم المواقع الخاصة بمقاومة الاستربتوميسين وتخمر المانتيول فى عمليات التحول أكثر من المتوقع على أساس توافق حدوث تحول مزدوج فى وحدات مفردة مستقلة من DNA • ولا يعرف على وجه التأكيد حجم جزىء DNA اللازم لحدوث التحول • ولكن كثيرا من العوامل التى توهن DNA مثل أشعة X - والانزيمات النووية وغيرها تقلل أيضا من نشاطه البيولوجى كما تقيسه بمعدل حدوث التحولات •

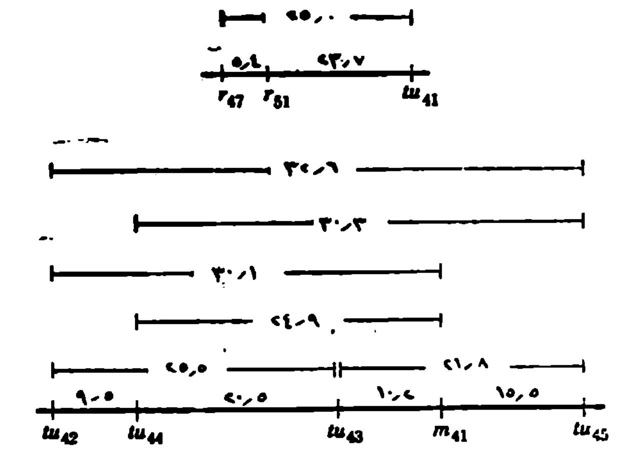
ومن الواضح أن عملية الاستقطاع فى السالمونللا تيفيموريم ، وفى أشريشيا كولاى وفى شيجللا ديزنترى (لينوكس ١٩٥٥) وعملية التحول فى بكتيريا النيموكوك وهيموفيلاس انفلوونزى (تسامنهوف ١٩٥٢) تتفقان فى الكثير • وقد تكلم تسندر (١٩٥٣) فى الواقع عن « الوراثة عن طريق العدوى فى البكتيريا » ، ويتبين الدور الذى يلعبه DNA فى الأنظمة الثلاثة من توضيح أن عدوى الخلية البكتيرية بالبكتيريوفاج لا تتضمن الا دخول DNA البكتريوفاج حيث يترك الغلاف البروتينى فى الخارج (هيرشى وتشيز ١٩٥٢) • غير أنه لا يوجد فيما ذكر آنفا ما يؤكد أن تكوين الاتحادات الجديدة بين الوحدات الوراثية فى البكتيريا وفى الكائنات الراقية يتضمن أحداثا وأجهزة ذات طبيعة متشابهة • فتكوين الاتحادات الجديدة فى كل منها مبنى على الآراء الخاصة بالجينات المرتبطة والتبادل بين الأجزاء النظيرة وهذه المشابهات تكفى لأن تنبىء بأن للبكتيريا كروموسومات تسلك بطريقة لا تختلف كثيرا عما فى الأنواع الأخرى ، وبسبب أن أساس التبادل الوراثى فى بعض البكتيريا مبنى على العدوى ، بالمفارقة مع الاخصاب والعبور والانقسام الميوزى فى الأنواع الراقية ، فانه يجب التزام بعض التحفظ عند بحث أى نظام لتكوين الاتحادات الجديدة (سترتفانت ١٩٥٥) • وكذلك فان تكوين الاتحادات الجديدة فى

البكتريوفاجات تعرض أيضا مشكلات عند محاولة التوفيق بين الأحداث الوراثية في هذه « الكائنات » وبين النظام العام الذى يمكن تطبيقه على كل الأنواع ٠

وكان دلبروك وبيلى (١٩٤٦) هما اللذين اكتشفا ظاهرة تكوين الاتحادات الجديدة فى البكتيريوفاجات ٠ وتقع المواقع المعروفة فى الطراز T4 ، الذى يعدى اشريشيا كولاى ، فى ثلاث مجموعات ارتباطية ويبلغ الطول الخريطى الكلى حوالى ١٠٠ وحدة (شكل ٨ ـ ١٥) ٠ كما تعرف أيضا ثلاث مجموعات ارتباطية فى الطراز T 2 (هيرشى وروتمان ١٩٤٩) ٠ ولكن من المشكوك فيه اذا كان من الممكن اعتبار ذلك معادلا لوجود ثلاثة كروموسومات منفصلة كما أوضح بيرنيت (١٩٥٥) ٠ وعلى أية حال فان الترتيب الطولى للوحدات الوراثية واضح ، وان هذه يمكن اعادة توفيقها لتعطى نسلا باتحادات جديدة الى جانب التوافيق الأبوية ٠ وكما هى الحال فى الأنواع الأخرى تهيىء النسبة بين الاتحادات الجديدة وبين الطرز الأبوية مقياسا لقوة الارتباطات ٠

ومن الممكن تصوير النظام الذى تتكون به الاتحادات الجديدة فى البكتيريوفاجات على الوجه التالى ٠ عندما تحدث حبيبة مفردة من البكتيريوفاج العدوى لبكتيرة واحدة لا يقذف الى داخلها الا المحتوى الداخلى من DNA٠ ثم يدخل البكتيريوفاج فىمرحلة تكاثر خضرية غير معدية يجرى خلالها تكاثر الفيروس وتكوين اتحادات جديدة بين الوحدات الوراثية (دورمان ١٩٥٣) ٠ وفى النهاية تبلغ حبيبات الفيروس طور البلوغ وتتحلل الخلية البكتيرية وينطلق منها عدد يتراوح من عشرة الى عدة مئات من البكتيريوفاجات الجديدة ويتوقف العدد على مدة النمو داخل الخلية البكتيرية قبل الانحلال ٠

وفى حالة عدوى الخلية البكتيرية بفيروس واحد فان النسل الناتج يكون بالتركيب الوراثى الأبوى وذلك باستثناء حدوث طفرات ٠ أما فى حالة العدوى بحبيبتين مختلفتين فى التركيب العاملى فاننا نحصل فى النسل عند الانحلال على اتحادات جديدة الى جانب الطرازين الأبويين وتقارب نسبة الاتحادات الجديدة للجينات الواسعة غير المرتبطة ٥٠٪ (دورفان وهيل ١٩٥٣) أو تصل الى درجة من الانخفاض مثل ١٣ر٠٪ للجينات الوثيقة الارتباط (بنزر ١٩٥٥) ٠ ويوضح جدول ٨ ـ ١٩ النتائج المأخوذة من تقيح ثلاثى العوامل فى طراز البكتيريوفاج T_4 ٠



شكل ٨ ــ ١٥ : الترتيب الطولى للمواقع فى مجموعات الارتباط فى البكتريوفاج T4 . لم تمثل المجموعة I وهى تتألف الى تاريخه من طافر واحد r 48 . والمجموعة الارتباطية II ممثلة فى أعلى الشكل ، وتدل القيم العددية على النسب المئوية للاتحادات الجديدة بين المواقع المرتبطة . وهذه هى مجموعة الارتباط التى درسها بنزر بالتفصيل (انظر اشكال ١٢ ــ ١ و ١٢ ــ ٣ و ١٢ ــ ٤) . وقد مثلت مجموعة الارتباط III فى أسفل الشكل . والرموز المستعملة للطوافر هى : m = بلاكات دقيقة و r = تحلل سريع و tu = تعكير البلاك .

جدول ٨ ــ ١٩

النسل الناتج من تلقيح ثلاثى العوامل المرتبطة فى البكتريوفاج T4 (دورمان ١٩٥٣) . الفئة ب تمثل الاتحادات الجديدة المفردة بين r و m والفئة ج بين r و tu والفئة د الاتحادات الجديدة المزدوجة بين m و r وبين r و tu .

الاتحادات	الفئة	التركيب العاملى	العدد الكلى للبلاكات	النسبة المئوية
الأبوية	أ	m r tu	٣٤٦٧	٣٣ر٥
		+ + +	٣٧٢٩	٣٦ر١
الجديدة المفردة بين	ب	m + +	٥٢٠	٥ر٠
m و r		+ r tu	٤٧٤	٤ر٦

الجديدة المفردة بين	ج ب	m r +	٨٥٣	٨ر٢
r و tu		+ + tu	٩٦٥	٩ر٣
الجديدة المزدوجة	د	m + tu	١٦٢	١ر٦
m و r و rou و tu		+ r +	١٧٢	١ر٧

ملحوظة : على فرض عدم وجود تداخل فان احتمال الاتحادات الجديدة المزدوجة (ب + د) (ج + د) هو ٧ر٢٪ • والمشاهد (د) هو ٣ر٣٪ ، مما يشير الى وجود تداخل سالب •

ونحصل أساسا على نفس النتائج اذا درسنا الطرز والنسب المئوية للنسل المأخوذ من خلية بكتيرية واحدة منحلة أو من النسل المجمع من عدد من الخلايا المنحلة • غير أنه قد أمكن بيان أن معدل الاتحادات الجديدة يزداد كلما طالت مدة النمو التى تسبق الانحلال (ليفانتال وفيسكونتى ١٩٥٣) •

ومما له أهمية خاصة ، المشاهدة بأنه اذا اشترك فى عدوى خلية بكتيرية واحدة ثلاث حبيبات من البكتريوفاج مختلفة التركيب العاملى فانه يمكن الحصول من النسل على اتحادات جديدة بها جينات واسعة مشتقة من الطرز الأبوية الثلاثة جميعها (هيرشى وروتمان ١٩٤٩) • وقد أدى هذا الجزء من المعلومات ، بالاضافة الى ما سبق بحثه ، الى أن يقترح فيسكونتى ودلبروك (١٩٥٣) نظرية فرضية تفسر بصورة أساسية تكوين الاتحادات الجديدة على وجه مقنع •

وتفرض هذه النظرية ــ وقد أوضح دورمان (١٩٥٣) صحتها ــ أن البكترويوفاجات تصبح بعد دخولها الخلية غير معدية وخضرية فتتكاثر كوحدات . وتتزاوج الوحدات المتكاثرة تكرارا فى أزواج وبطريقة عشوائية فى اختيار القرين ، ويحدث تبادل المادة الوراثية خلال عملية التزاوج • وفى النهاية تبلغ الحبيبات المتكاثرة والجديدة فى اتحادها طور بلوغها بتحولها من الحالة غير المعدية الى المعدية • ولا تتكاثر أو تتزاوج البكتيريوفاجات وهى فى حالة الحبيبة الناضجة ، وعلى هذا فان تقدم عملية النضج يستنفد بالتدريج مستودع التزاوج وبحلول وقت الانحلال تكون جميع الحبيبات قد نضجت ويمكن تفسير معدلات الاتحادات الجديدة الناتجة على أساس خمس زيجات فى المتوسط لكل حبيبة خضرية •

وتفسر نظرية فيسكونتى ــ دلبروك تفسيرا مرضيا معظم الحالات التجريبية التى صودفت للآن فى جميع دراسات تكوين الاتحادات الجديدة ، ولكن لا تعرف الحالة المادية لمجموعات الارتباط وقت التزاوج ، وكذلك لا تعرف ميكانيكيات النظام الذى تتكون به الاتحادات الجديدة ، وليس مؤكدا أن العملية تتضمن تبادلا للطورين الأحادى والثنائى المجموعة · ولكنه من ناحية أخرى ، ليس من غير المعقول أن نفترض أن نظاما مناظرا للمعروف فى الكائنات الأخرى يجرى أيضا فى البكتريوفاجات ·

ومع ذلك فانه لاتزال ملاحظة واحدة باقية لا تنسجم مع النظرية السابقة فقد اكتشف هيرشى وتشيز (١٩٥١) أن حوالى ٢٪ من النسل الذى ينطلق من بكتيرة واحدة مزدوجة العدوى يكون خليطا لزوج معين من الأليلات · ولا يبدو أن النسبة للافراد الخليطة ، أى ٢٪ ، تتوقف على الجينات موضع البحث ولكن تحليل الحالة يكشف عن أن عدم التماثل يكون لمقاطع صغيرة من خريطة الارتباط فى كل حالة مفردة من الحالات · فمثلا قد يكون بكتريوفاج مفرد خليطا للموقع r ولكن ليس كذلك للموقع h اذا كان هذان الموقعان طبيعيا ليسا وثيقى الارتباط ، أما اذا كان الجينان وثيقى الارتباط مثل الزوج $h-r^{13}$ ، فان عدم التماثل قد يشمل كلا الموقعين · ويذكرنا هذا الموقف بحالات الأفراد الثنائية المجموعة الأحادية الأليل الأصيلة ــ الخليطة فى الاشريشيا كولاى (ليدربرج ١٩٥٥) · الا أننا لا نزال غير متأكدين من درجة شدة الموازاة ·

ولهذا يبدو أن عدم التماثل يتضمن حمل كسرة من المجموعة الارتباطية بالاضافة الى الهيئة الجينية الكاملة مما يشير الى أن تكاثر المجموعات الارتباطية قد يكون عن طريق تكاثر كسرات مفككة وليس عن طريق وحدات كاملة · ويمكن أن يفسر اعادة اتحاد هذه الكسر من جديد لتكوين مجموعات الارتباط الكاملة عند وقت النضج حدوث الاتحادات الجديدة ، كما اقترحه ليفنتال (١٩٥٣) ·

وقد أوضحت الدراسات الحديثة لليفنتال (١٩٥٣ ، ١٩٥٤) ودورمان وتشيز وشتال (١٩٥٥) دور الأفراد الخليطة وعملية التكاثر · ويبدو الآن أن الأفراد الخليطة تنشأ نتيجة تزاوج حبيبات فيروسية غير متشابهة داخل الخلية البكتيرية العائلة ، وأن عدم التماثل يرجع الى التكاثر المجزأ للمجموعات

الارتباطية والذى يجرى بطريقة تسمح بحدوث تداخل (تراكب) عند نهايات الأجزاء فتعطى مواقع مكرره فى بعض أجزاء الجهاز الوراثى • ومن ناحية الوقت تتوسط الأفراد الخليطة بين البكتيريوفاجات الأصيلة المعدية وبين النسل ذى الاتحادات الجديدة ، ويكون حوالى ٢٪ من النسل المنطلق دائما حائزا للحالة الخليطة • وهذا يشير بكل قوة الى أن المجموعات الارتباطية لا تتكاثر ككل بل فى أجزاء (نظرية دورمان للتكاثر المجزأ) • وعلى هذا النحو تدخل كسر مجموعات الارتباط مستودع الحبيبات الخضريه لكى تدمج فى بكتيريوفاج آخذ فى النضج قبل أن تتاح لها الفرصة فى وصل نفسها الى باقى مجموعتها الارتباطية العادية ، وتكشف عن طبيعتها الخليطة عند التكاثر بعد أن تعدى بكتيرة أخرى • وهذا التفسير يكمل ولا يحل محل نظرية فيسكونتى دلبروك الفرضية •

وعند محاولة تقييم الأنظمة الوراثية التى تعمل فى البكتيريا والبكتيريوفاجات يجب ادراك أنه يوجد ميل طبيعى جدا الى دفع الحقائق التجريبية وصوغها فى طابع قدنشأ من معلوماتنا عن صور كالذرة والدروسوفلا• غير أن باحثى وراثة الكائنات الدقيقة كانوا على حق فى تحرزهم من تفسير بياناتهم ، بصفة عامة ، على النحو السائد المعروف • وفيما يتعلق بتكوين الاتحادات الجديدة ، فمن جهة تجعل الكثير من المشابهات التطابق طبيعيا ، غير أن الاختلافات ، من ناحية أخرى ، بالاضافة الى المرونة التطورية المعروفة عن الكائنات تلقى اشارة تحفظ للتحرز من اعتبار نظام عام لتكوين الاتحادات الجديدة يفسر السلوك الوراثى فى كل الكائنات • وربما يكون باحثو وراثة الكائنات الدقيقة قد صادفوا نظاما ليس له مثيل فى الأنواع التى قد استتب فيها كحالة ثابتة ، تبادل الطورين ، الأحادى والثنائى للمجموعة •

كيفية حدوث العبور

لم تقدم الى الآن نظرية فرضية تفسر تماما وبصورة مقنعة الطريقة التى يحدث بها تكوين الاتحادات الجديدة بين الجينات أو العبور • وكما تدل الفصول السابقة فى هذا الباب ، فان أى ميكانزم يقترح يجب أن يفسر عملية تتأثر بكثير من العوامل الداخلية والخارجية ومع ذلك تظل فى نفس الوقت كنظام دقيق جدا للتبادل العكسى بين الكروماتين • ويحسن بنا

لأغراض اعادة التوجيه أن نعيد تلخيص أهم الظروف التى يحدث فيها العبور :

١ ـ يحدث العبور فى الكائنات الراقية أثناء الدور التمهيدى الميوزى ،غير أن ماتسورا (١٩٥٠) يحدد وقت حدوثه ، على أساس أدلة سيتولوجية، فى الدور الاستوائى المتأخر أو الدور الانفصالى فى الانقسام الأول للعملية الميوزية ٠ ويحدث أيضا العبور فى الخلايا الجسمية فى الدروسوفلا وفى ميسليوم بعض الفطر (بونتكورفو ١٩٥٢) ٠وحاضرا لا يمكن ، الا عن طريق الحدس ، أن نتكهن عن الفترة من دورة الحياة فى البكتيريا أو البكتيريوفاجات التى يحدث فيها تكوين الاتحادات الجديدة ٠

٢ ـ فى الكائنات الراقية والفطر ، يسبق العبور تلاصق الكروموسومات النظيرة ٠ ولا تعرف للآن الظروف فى الكائنات الدنيا ، ولو أنه يكون من المنطق أن نفترض أنه يتضمن عملية مناظرة ٠

٣ ـ يتضمن العبور تبادلا فى الكروماتين بين أثنين من الكروماتيدات الأربع ٠ وبصفة عامة تكون هاتان الكروماتيدتان غير شقيقتين ٠ ولكن قد يحدث أيضا عبور بين الكروماتيدات الشقيقة (شوارتز ١٩٥٣ أ ، ب و ١٩٥٥ أ) ٠

٤ ـ العبور عملية دقيقة الى أقصى حد بحيث تكون نقطتا التبادل فى موقعين متماثلين والاستثناء فى ذلك عند حدوث عبور غير متكافىء فى حالات التكرار الردفى العادى التوالى (التتابع) أو ، فى النادر جدا ، عند حدوث تبادل غير نظيرى ٠

٥ ـ يصاحب العبور طوابع للتداخل تختلف فى قوتها على مدى طول الكروموسوم ٠

٦ ـ كما يعرض العبور طوابع عامة لمواضع وقوعه فانه يعرض أيضا طوابع نوعية خاصة تختلف من كائن الى آخر ٠

٧ ـ وأخيرا ، فان العبور يتأثر بعوامل شتى مثل ، التركيب الجينى(ليفاين وليفاين ١٩٥٥) والحرارة والعمر والجنس والقرب من السنترومير

وكمية الهتروكروماتين والتغيرات الكروموسومية . والأخير قد يكون فى الكروموسوم المختبر أو فى كروموسوم آخر غير نظيرى .

وتنقسم النظريات الفرضية التى قدمت لتفسير العبور الى ثلاثة أنواع :

١ ــ « النظرية الكلاسيكية » لساكس و « النظرية الكلاسيكية الجديدة » لماتسوزا وهاجا التى اشتقت أخيرا من الأولى .

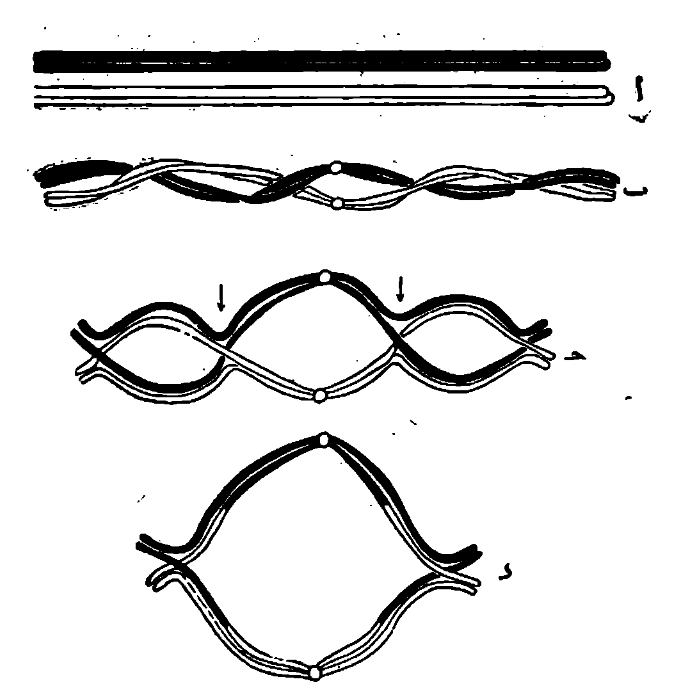
٢ ــ « نظرية الطراز الكيازمى الجزئى » ليانسنز ودارلنجتون .

٣ ــ « نظرية بللنج » التى تعتبر العبور وتكاثر الكروموسوم كعمليتين وثيقتى الاتصال .

ولا تختلف كثيرا « نظرية الحدود » لهوايت (١٩٥٤) عن نظرية دارلنجتون .

وترتكز النظرية الكلاسيكية أو نظرية المستويين (ساكس ١٩٣٢ ب) على الفرض بأن الكيازما لا تمثل عبورا بل على العكس أن العبور ينشأ عند انفصام احدى الكيازمات وأن الاتحادات الجديدة انما هى نتيجة التحام الأطراف المنفصمة (شكل ٨ ــ ١٦) . وعندما يقف التجاذب الموجود فى الدور الضام ، يبدأ الدور الانفراجى نتيجة لذلك وتعتبر الحلقات الانفراجية فى كل وحدة تزاوجية ثنائية متبادلة فتكون اختزالية ثم انشطارية وهكذا . على أن تكون الحلقة التى بها السنترومير اختزالية دائما . ففى الحلقة الاختزالية تجتمع الكروماتيدتان الشقيقتان معا على جانبى الحلقة . وفى الحلقة الانشطارية تجتمع كروماتيدتان غير شقيقتين على كل جانب . ومع تقلص الكروموسومات وزيادة تقوس الحلقات ينشأ توتر يتسبب فى انفصام الكروماتيدتين عند موضع الكيازما . ويترتب على اعادة التحام الاطراف المنفصمة للكروماتيدتين فقد احدى الكيازمات وحدوث العبور .

وتفترض النظرية الكلاسيكية الحديثة (ماتسورا ١٩٤٠ ، ١٩٥٠ و هاجا ١٩٤٤) ، وهى صورة حديثة معدلة من القديمة ، أن الكيازما التى تشاهد سيتولوجيا ليس لها أية علاقة بالعبور . وتعتبر أن الكيازمات ترجع الى الانفراج العشوائى لأقواس الحلقات فى أزواج من الكروماتيدات . ولكن حيث ان المأخوذ به هو أن احتمال الانفراج الانشطارى واحتمال الانفراج

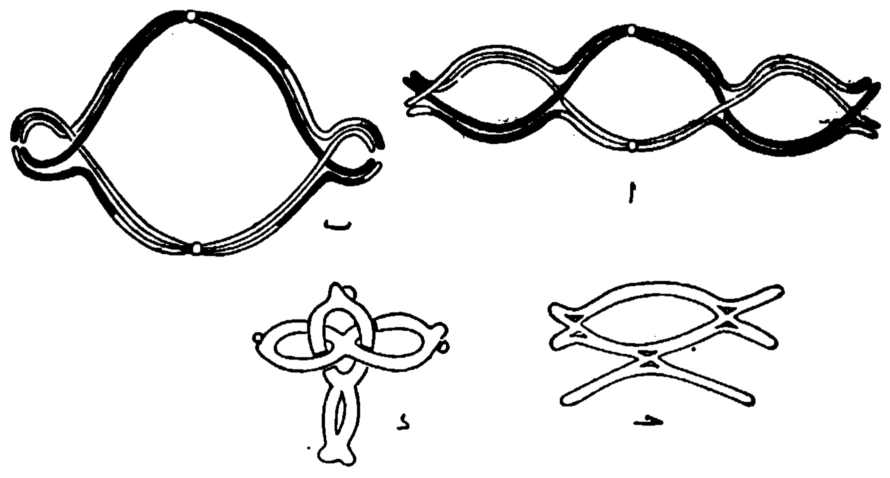


شكل ٨ ـ ١٦ : النظرية الكلاسيكية للعبور أو نظرية المستويين (أ) الكروموسومان النظيران مبينان منفصلان • (ب) وهما فى حالة التفاف نسبى فى الدور الضام • (جـ) وعند انفراجهما فى الدور الانفراجى • وتظهر الكروماتيدات الشقيقة متضامة فى الحلقة السنترومية أما فى الحلقتين المجاورتين لها فان الكروماتيدات المتضامة غير شقيقة • وتوجد أربعة كيازمات ولكن لم يحدث عبور بعد حيث المفروض أن العبور يحدث عند المنطقتين المشار اليهما بالسهمين لكى تعطيا التشكيل المبين فى (د) فى الدور الاستوائى • وطبقا لهذه النظرية تزول الكيازمات عند حدوث العبور • وعلى هذا اختزل عدد الكيازمات من أربعة الى اثنين •

الاختزالى يتساوى فى أى موضع على مدى طول الكروموسوم بما فى ذلك منطقة السنترومير ، فان توالى الحلقات الاختزالية مع الحلقات الانشطارية هو الذى ينشأ عنه الكيازمات • وتنحل فى بساطة عند انفصال الكروموسومات فى الدور الانفصالى الأول الكيازمات التى لا يختزل ، بصفة عامة ، عددها خلال تقدم الانقسام الميوزى من الدور الانفراجى الى الدور الاستوائى ، والتى كان من الواجب ، بحكم الضرورة ، أن يختزل عددها لو أن النظرية الكلاسيكية كانت صحيحة • ولادخال العبور فى الصورة اقترح ماتسورا أنه يحدث عندما يتحول حلزون به التفاف نسبى للكروماتيدات الى نظام حلزونى متواز فى الدور الانفصالى الأول وهذا يعنى أن العبور يقع بطريقة ظاهرة فقط عندما تكون

كروماتيدتان غير شقيقتين متحدثين معا عند الدور الانفصالي ، ولكن هـذا يعنى أيضا حدوث عبور واحـد على الأقل لكل التفاف • وهذا يستلزم نسبة من العبور أعلى بكثير من المعتقد الحصول عليه • ولهذا فان النظرية الكلاسيكية الحديثة لم تلق الا قليلا من القبول العام •

وأصلا ، اقترح يانسنز (١٩٠٩ ، ١٩٢٤) نظرية الطراز الكيازمى الجزئى أو نظرية المستوى الواحد لتفسير منشـأ الكيازما • غـير أنها قد وسعت وأيدها آخرون وعلى الأخص دارلنجتـــــون (١٩٣٤ ب ، ١٩٣٥ ، ١٩٣٧ أ) ، وقد نالت فى صورتها الحاضرة قبولا واسعا حيث انها تجمع على نحو بديع المشاهدات السيتولوجية والوراثية فى صورة متكاملة •وفيها تعتبر الكيازما المكافىء السيتولوجى للعبور وأنها نتيجة لحدوثه بين كروماتيدتين غير شقيقتين ، أى ان تبادل الكروماتين هو الذى يؤدى الى تكوين الكيازمـا (شكل ٨ ـ ١٧) • ولما كان العبور يصاحبه تبادل فى الكروماتين كمـا بينه سترن (١٩٣١) وكرايتون وماكلنتوك (١٩٣١) فأن العلاقة بين الكيازما



شكل ٨ ـ ١٧ : نظرية الطراز الكيازمى الجزئى للعبور أو نظرية المستوى الواحد • يمكن تطبيق (أ) و (ب) من الشكل السابق هنا ولكن فى (أ) من هذا الشكل نرى أن العبور قدحدث فعلا ليعطى أربعة كيازمات • وفى (ب) قد حدث بعض الانزلاق للكيازمات الى الأطراف • وفى (جـ) أحد طرز الوحدات التزاوجية الثلاثية ، وفى (د) وحدتان ثنائيتان متداخلتان وكلا (جـ) و (د) يستحيل تحقيقهما طبقا للنظرية الكلاسيكية حيث ان هـــذه النظرية تفترض أن حلقات الدور الانفراجى تكون اختزالية ثم انشطارية بالتبادل • وتهيىء كل من (جـ) و (د) برهانامقنعا على أن الكيازما هى العديل السيتولوجى للعبور •

والعبور قد أكملت الصورة الوراثية السيتولوجية ٠ غير أن كوبر (١٩٤٩) من ناحية أخرى بين أن تشكيلات شبيهة بالكيازما تتكون فى خلايا النيوروبلاست وفى الخلايا الأمية الاسبرمية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث لا يحدث عبور (شكل ٨ ـ ١٨) . مما يشير الى : (١) أن الكيازما ليست دائما ودون شك نتيجة للعبور ٠ و (٢) أن بعض الكيازمات قد يتكون عن طريق انفراج حلقات انشطارية كما تفترض النظرية الكلاسيكية لساكس ٠ غير أن أغلب الأدلة يرجح أن الكيازما والعبور ما هما الا تعبيران مختلفان لحدوث تبادل فى الكروماتين (براون وزوهاوى ١٩٥٥) ٠



شكل ٨ ـ ١٨ : المرحلة المتوســـطة فى الدور التمهيدى فى خلايا النيوروبلاست فى اناث الدروسوفيلا ميلانوجاستر بالتركيب $\widehat{XX}\,Y^s$ مبينة التزاوج الميتوزى والكيازمات وبوجه خاص فى كروموسوم X الملتحمين والكروموسوم الثالث Y هو كروموسوم Y^s محور ٠ وتمثل خ ق ث اختناقا ثانويا لا يتصل بتكوين النوية ، فى الذراع اليسرى للكروموسوم الثانى ٠ المناطق الداكنة الاصطباغ هى الهتروكروماتين المجاور للسنترومير ات ٠

والجدول ٨ ـ ٢٠ يوضح العلاقة بين الكيازمات والعبور فى الذرة ٠ وعلى أساس أن كل كيازما هى تبادل بين اثنتين من الكروماتيدات الأربع فان كل واحدة منها تقابل ٥٠ وحدة خريطية من العبور الوراثى فمتوسط كيازمتين للوحدة الثنائية يعطى طولا خريطيا قدره ١٠٠ وحـــدة ٠ ومن الممكن اذا أن نحسب الأبعاد الخريطيه من معدلات حدوث الكيازما ٠ ومن الجدول نجد أن الأطوال العبورية المشاهدة لكل من الكروموسومات العشرة أقل من الأطوال المحسوبة من معدلات حدوث الكيازما (حيث ان الكروموسوم رقـم واحـد

هو أطول الكروموسومات فقد أعتبر طوله الباكيتينى ١٠٠ وأخذت أطوال الكروموسومات التسعة الباقية بالنسبة له) · غير أن هذا منتظر على أساس مناطق الكروموسومات التى لم يتم توقيعها بعد فى الخرائط والعبور المزدوج . فالطول العبورى (الوراثى) الكلى المتوقع هو ١٣٥٠ وقد بلغ الطول العبورى الكلى المشاهد فى عام ١٩٣٤ عندما قام دارلنجتون بعمل حساباته لأول مرة ٦١٨. ولكنه زاد مع الزمن فوصل فى سنة ١٩٥٠ الى ٩٠٤ · فهناك اذا تقارب تدريجى نحـــو التناظر المتكافىء (١ : ١) بين الكيازما والعبور ، وذلك مع التقدم والتحسين فى توقيع الخرائط للكروموسومات · وقد تأيدت وجهة النظر هذه من دراسة بيدل (١٩٣٢ أ) لمعدل حدوث الكيازما ومعدل حدوث العبور فى مركب انتقال فى الذرة · ففى منطقة وسطية تقع بين السنترومير وموضع الانتقال كان معدل حدوث الكيازما ٢٠٪ يصاحبه ١٢٪ عبور · على أن بيدل قدفرض أن الاحتمال متساو لكل من التوزيعين المتبادل والمتجاور ــ ١ لكروموسومات حلقة الانتقال الرباعية ، وهذا فرض قد يكون صحيحا ولكن للآن لم يثبت ذلك نهائيا · ونتيجة لهذا ، نجد أنفسنا نواجه بيانات خاصة بهذه النقطة الهامة تشير بقوة الى صحة هذه العلاقة ولكنها ليست قاطعة · غير أن دراسة براون وزوهارى (١٩٥٥) الحديثه تتفق جيدا مع ما وجده بيدل سابقا ·

فاذا التزمنا بالرأى بأن الكيازما دليل على العبور فان السؤال المتبقى يتعلق بالطريقة التى يحدث بها العبور · ولقد قدمت لتوضيح ذلك نظريتان فرضيتان عامتان : « نظـرية الفتل » لدارلنجتون (١٩٣٥ ، ١٩٣٧ آ) و « نظرية بللنج » (١٩٣٣) التى تربط العبور بتكاثر وتكوين الكروماتيدات الجديدة ·

جدول ٨ ــ ٢٠

التلازم بين الطول الباكيتيني ومعدل حدوث الكيازما والطول العبورى لكروموسومات الذرة (دارلنجتون ١٩٣٤ ب)

رقم الكروموسوم	الطول الباكيتيني	معدل حدوث الكيازما	الطــول العبورى		
			المحسوب	المشاهد ١٩٣٤	المشاهد* ١٩٥٠
١	١٠٠	٣٫٦٥	١٨٧	١٠٢	١٥٦
٢	٨٦	٣٫٢٥	١٦٣	٥٨	١٢٨
٣	٧٨	٣٫٠٠	١٥٠	٩٢	١٢١
٤	٧٦	٢٫٩٥	١٤٨	٨٠	١١١
٥	٧٦	٢٫٩٥	١٤٨	٤٤	٧٢
٦	٥٣	٢٫٢٠	١١٠	٥٢	٦٤
٧	٦١	٢٫٤٥	١٢٣	٥٠	٩٦
٨	٦١	٢٫٤٥	١٢٣	٢٠	٢٨
٩	٥٣	٢٫٢٠	١١٠	٥٢	٧١
١٠	٤٤	١٫٩٥	٩٨	٦٨	٥٧

* من رودز (١٩٥٠)

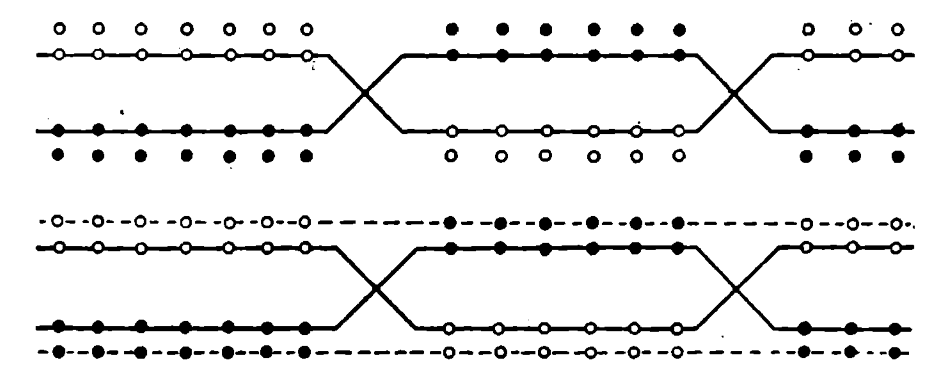
وتعتبر « نظرية الفتل » أن كلا من الكروموسومين النظيرين ملتف نسبيا حول الآخر • وبسبب أنهما غير منقسمين فان كلا منهما يجــذب الآخر كقرين لكى يشبع الميل الى التلاصق الثنائى مثلى مثنى • غـير أن التماسك الطولى والتوازن التزاوجى يختلان عندما تتكون الكروماتيــدات الجديدة حيث ان تلاصق الخيوط مثنى مثنى سيكون عندئذ بين الكروماتيدات الشقيقة وليس بين الـكروموسومين النظيرين • ويستبدل التجاذب الذى كان موجودا بين النظـيرين بتنافر يدفع كلا منهما بعيدا عن الآخر ولكـن حيث أنهما ملتفان نسبيا الواحد منهما حول الآخر ، فانه يتكــون نتيجة لذلك قوة فاتلة تنتهى بانفصــام كروماتيدتــين غـير شقيقتين • ونتيجــة لتحرك الكروماتيدات المنفصمة ينفك الالتفاف النسبى وتخف القوة الفاتلة وعند التحام الأطراف المنفصمة ثانية ، يحدث العبور اذا كان الالتحام بين اثنتين غير شقيقتين •

ويجب ادراك أن نظرية الفتل ما هى الا جزء من النظرية الأعم «النظرية الكهربية الاستاتيكية (الاستاتيكهربية) للسلوك الكروموسومى » التى قدمها دارلنجتون (١٩٣٧ أ) . وهى نظرية تفترض وجود قوى استاتيكهربية للتجاذب والتنافر . ولم يتح للآن بيان هذه القوى تجريبيا . وكثيراً ما كان وجود هذه القوى موضعا للشك . فمثلا يمكن تفسير الانزلاق الطرفى تفسيرا مقبولا معادلا بوسائل أخرى غير قوى التنافر التى افترض وجودها دارلنجتون (سوانسون ١٩٤٢ ب) . ولهذا فان نظرية الفتل قد أصبحت اليوم أقل استساغة منها عندما اقترحت أولا .

وقد اقترح بللنج (١٩٣١ ب ، ١٩٣٣) أن العبور نتيجة تبادل بين الكروماتيدات الجديدة أثناء فترة تكوينها (شكل ٨ ــ ١٩) . فقد اعتبر أن الكروموميرات الجديدة تتكون أولا الى جانب الكروموميرات الشقيقة المقابلة لها وأن الألياف التى تصل بينها تتكون فيما بعد . فاذا كان هناك التفاف نسبى بين الكروموسومين النظيرين فانه من الممكن أن تتكون الألياف التى تصل بينها فيما بين كروموميرات غير شقيقة وبذلك تحدث عبورا . وحيث انه يبدو أن الكروموميرات ما هى الا انعكاس لطابع من الحلزنة المتباينة وليست بأجسام فردية منفصلة مختلفة الحجم . فانه من الممكن حالياً صياغة هذا الرأى فى صورة أكثر تعقيدا وخيالا بالقول بأن الكروموسومات تكاثر نفسها عن طريق صنع صور جزئية وأن هذه تتصل بعد ذلك بعضهابعض لتكون الكروماتيدة الجديدة . غير أن مثل هذا النظام الذى يقصر العبور على الكروماتيدات الجديدة التكوين لا يمكنه عند حدوث عبور مزدوج الا أن يؤدى الى العبور المزدوج من الطراز الثنائى الخيوط فقط فى حين أنه يعرف فى الدروسوفلا على الأقل أن العبور المزدوج من الطرازين الثلاثى والرباعى الخيوط يحدث بمعدل مساو للطراز الثنائى الخيوط .

ويمكن التغلب على صعوبة تفسير منشأ العبور المزدوج من الطرازين الثلاثى والرباعى الخيوط على أساس نظرية بللنج بافتراض امكان حدوث عبور شقيقى بين العبورين اللاشقيقين (شكلا ٨ ــ ٢ و ٨ ــ ٣) . فمثل هذا الحدث يحول حالات العبور المزدوج من الطراز الثنائى الخيوط الى الطرازين الثلاثى والرباعى الخيوط . وكما أشير فى فصل سابق قد بين شوارتز (١٩٥٣ ب ، ١٩٥٥ أ) أن هذه النظرية تتفق مع الحقائق التجريبية فيما يتعلق بالعبور الميتوزى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الملتحمة

الكروموسومين X • وتشير هـــذه البيانات الى أن العبورين الشسقيقى واللاشقيقى ظاهرتان مختلفتان وربما يحدثان فى وقتين مختلفين •



شكل ٨ ـ ١٩ : نظرية بللنج للعبور التى تعتبر أن العبور متصل بعملية تكاثر الكروموسوم• (أعلى) الكروموميرات وقد تكاثرت ولكن لم تتم بعد الاتصالات فيما بين الكروموميرات • (أسفل) بعد تكوين الاتصالات الجديدة بين الكروموميرات واتمام حدوث العبور • الدوائر السوداء تمثل الكروموميرات الأبوية والدوائر المفتوحة تمثل الكروموميرات الأمية والخط المستمر الاتصالات القديمة والخط المتقطع الاتصالات الجديدة • وطبقا لهذه النظرية تعتبر نشأة الكروماتيدة الجديدة عملية ذات شقين وتؤدى فقط الى عبورات مفردة ومزدوجة ثنائية الخيوط • ومن الممكن أن تحول عمليات العبور بين الكروماتيدات الشقيقة العبور المزدوج الثنائى الخيوط الى عبور مزدوج ثلاثى أو رباعى الخيوط كما اقترحه شوارتز (انظر شكل ٨ ـ ٢) •

ولا تزال الطريقة التى يحدث بها العبور الشقيقى وهى عملية تشمل كروماتيدة جديدة وكروماتيدة قديمة باقية كلغز • ولكن الرأى بأن تكوين الاتحادات الجديدة بين الجينات ظاهرة تتصل بتكاثر الكروموسوم يكتسب تعضيـــدا من طـــراز الوراثـــة عن طريق العـــدوى المعروف فى البكتـــيريا والبكتريوفاجات حيث تدمج أجزاء من مجموعة ارتباطية فى الجهاز الوراثى للخلية العائلة (شكل ٨ ـ ١٩) • ومن العسير فهم مثل هـــذه الظاهرة على أساس قوة فاتلة ولكنها تصبح قابلة للفهم ومعقولة اذا اعتبرنا أنها تتضمن عملية تكاثر •

وسيتبين أن المناقشة الحالية للعبور والتى ترجع على وجه مبدئى نظرية بللنج تفترض أن الكروموسومات تكون فردية الخيوط قبل التلاصق

فى حين أن الاقوال السابقة قد أشارت الى أن الكروموسومات على أساس المشاهدات السيتولوجية مزدوجة أو عديدة الخيوط فى الدور القلادى • ومن الصعب فى الوقت الحاضر التوفيق بين هاتين الوجهتين من النظر اللتين تبدوان مختلفتين • ولكن البيانات المتضاربة تساعد فى تأكيد أن معلوماتنا عن التركيب البنائى للكروموسوم وطريقة تكاثره وميكانيكية العبور بعيدة كل البعد عن أن تكون كاملة •

الباب التاسع

التغيرات فى السلوك الكروموسومى

دلت الأبواب السابقة الخاصة بالانقسامين الميتوزى والميوزى على أن كلا منهما فى غاية التعقيد • وكل من هاتين العمليتين ينفع ، على المستوى المورفولوجى ، كمثل بديع للتكامل البيولوجى فى كل من الوقت والمكان • ولو أننا كنا نعلم عن الخلية فى انقسامها ما فيه الكفايه فربما كنا نجد نفس الدرجة من التكامل أيضا على المستوى الكيميائى والفيزيائى •

غير أن الحقيقة فى أن انقسام الخليه ليس عملية واحدة تعنى أن الخطوات التى تجرى طبيعيا فى تتابع منتظم معرضة للاضطراب ومفتوحة للهجوم • ويمكن أن تهيىء المعلومات التى نجنيها من دراسة الخلايا المختلفة مفهوما أفضل للعوامل التى تتضمنها العملية وعلاقة كل منها بالآخر • واحـــدى طرق تناول الموضوع تكون بتعريض الخلية لشتى المؤثرات : العقاقيـــر الميتوزية والاشعاعات ودرجة الحرارة المختلفة • ودرجه نوعيه مفعول كل من هذه العوامل على الخصائص الفردية للانقسام هى التى ستعين فائدة كل منها • وسنبحث هذه الناحية حين نتناول الموضوع فى الباب التالى • أما الناحية الأخرى لتناول الموضوع ، وهى التى سنبحثها هنا ، فهى أن ندرس التغيرات التى تحدث طبيعيا فى الانقسام الخلوى فى المواد غير العاملة •

والطريقة الأخيرة مفيدة لسببين : الأول ، أنه يمكن دراسة الأسباب الطبيعية للاضطرابات فى سلوك الخلية والكروموسومات وكذلك نتائجهـــا على الفرد بالذات وعلى العشيرة عموما • والثانى ، أننا نحصل على صـــورة أوضح للحدود التى يمكن أن تصل اليها تغيرات عملية الانقسام الخلوى دون الاخلال بالهدف النهائى للعملية ، وهو بالذات انتاج خليتين شقيقتين من خلية أمية • ومن ناحية تطورية ، فان هذه الطريقة أيضا تسمح لنا بتصور المرونة الفائقة للعملية ، حيث أن التغيرات الجديدة المستحدثة وميكانيكياتها المكملة

المعوضة فى الانقسامات الخلوية تكون غالبا غريبة لدرجة اجهاد الخيال حتى فى الحين الذى يجب فيه ادراك أنها خصائص لمجموعات أو أقسام كاملة من الكائنات • ولا يمكن للآن ادماج كثير من هذه الحقائق والمشاهدات فى الصورة العامة للمعلومات الوراثية السيتولوجية بنفس التأكيد الذى نضع به القطع فى ألغاز الصورة المجزأة • ومن البين أن معلوماتنا لا تزال غير كافية للسماح لنا بالقيام بذلك ، حتى مع افتراض أن جميع قطع اللغز فى حوزتنا • ومع ذلك يجب ، فى نفس الوقت ، أن نتابع العمل على فرض أن كل قطعة ستجد مكانها عندما تستكمل أجزاء اللغز التى تقل تفاصيلها •

الانعزال الميتــــوزى

كثيرا ما وصفت نباتات وحيوانات تعرض صفات وراثية متباينة فى أجزاء مختلفة من نفس الفرد* وطوابع التباين قد تصل فى تنوعها الى ما يقرب من اللانهاية فقد أبلغ عن حالات للتقليم فى لون الثمار والأزهار والموازيكية فى يرقات الحشرات والتذنيث فى الحيوانات وطوابع للبرقشة فى الفراء والريش • ففى النباتات التى يمكن تكاثرها خضريا كان كثير من الصفات المتغيرة يشمل جزءا كبيرا من النبات يسمح باكثاره وتأسيس سلالات صنوية عن طريق العقل أو التزرير أو التطعيم فالكثير من الاصناف البستانية يرجع أصلها الى هذه الطرق من الاكثار •

وقد اختلف ، على نفس النحو ، منشأ التصنيفات فالبعض ينشأ لاوراثيا (بالمفهوم المندلى) كالتغيرات التى تنشأ من العدوى بالفيروسات أو من عوامل سيتوبلازمية تؤثر على البلاستيدات الخضراء فى النباتات ، والأخرى يعتقد أنها وراثية ، تنشأ بطرق شتى • ويمكن أن يدرج الآتى ضمن الأسباب : الطفرات النسيجية (الكايمرات) وفيها تتجاوز أو تتداخل أنسجة من تراكيب وراثية أو كروموسومية مختلفة • والانقسام الميتوزى الداخلى والاختزال الميتــوزى اللذان يغيران الهيئة الكروموسومية فى الخلية والاخصابات الشاذة التى تعطى مذنثات أو موزايكات والعبور الميتوزى الذى يكشف التراكيب الخليطـــة المستترة ، واستبعاد الكروموسومات أو تكسرها والطفرات الجينية • وقــد يكون اتجاه الطفور الجينى من المتنحى الى السائد أو العكس • على أنه يمكن فقط التحقق من السـبب المباشر للتغـيرات الجسـمية • عنـدما يشــمل

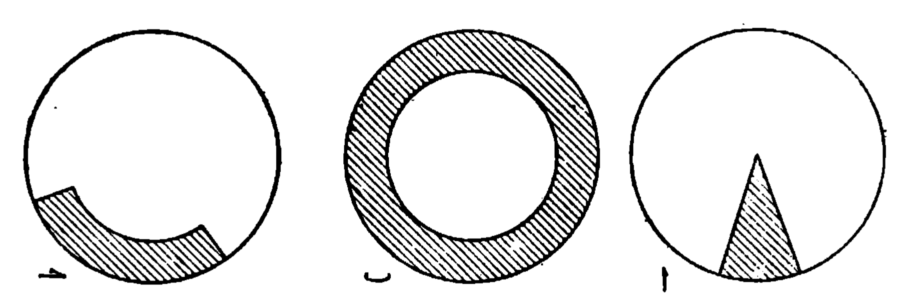
الانعزال جينات معروفة يمكن تتبع سلوكها · ولهذا السبب ستقتصر الحالات التى ستبحث هنا على الحالات التى يتوافر فيها الدليل الوراثى الكافى الذى يشير الى أن السبب المحتمل للتغيرات كروموسومى · ولهذا فانه يمكن تعريف الانعزال الميتوزى على أنه « العملية التى تؤدى عند الانقسام الخلوى الميتوزى الى انتاج خليتين مختلفتين وراثيا » · وستبحث طرز التغير التى تؤدى الى تغيرات تلقائية التكوين فى الباب التالى مع أنه كان من الممكن دراستها هنا على حد سواء ·

الطفرات النسيجية (الكايميرات)

يمكن وصف الطافر النسيجى على أنه « كائن ، وفى العادة نبات ، غير متجانس التركيب الوراثى فى جميع أجزائه » (تشيتندن ١٩٢٧ ، كرامر ١٩٥٤) · فهو نتيجة لذلك يعكس عدم ثبات سابق للكائن أو جزء من الكائن · على أن المصطلح قد اتخذ فى استعماله ، مع مرور الوقت حدودا أضيق · وينظر الآن الى الطفرات النسيجية على أنها « النباتات التى تشمل جنبا الى جنب ، أنسجة مختلفه التركيب الوراثى الواضح » ·

وبوجه عام ، فان معظم الطفرات النسيجية التى وصفت فى المراجع هى التى يسهل ادراكها عن طريق مظهرها المورفولوجى الواضح · ولكن باكتشاف طفرات نسيجية لا يمكن ادراكها الا على المستوى السيتولوجى أصبح من الواضح أن بعض الكائنات التى تحتوى على طفرات نسيجية قد يعوزها وجود الفروق المورفولوجية · وربما كان الموزايك أقرب عديل فى الحيوان للكايمرا فى النبات على أن المصطلح « موزايك » يستعمل نباتيا ، وبالأخص بالمدلول الوراثى ، فى وصف الكايميرا التى تنشأ نتيجة تغير وراثى متكرر يؤدى الى طوابع مورفولوجية غير منتظمة · وحيث أن الأنسجة ، وليست الخلايا الفردية ، هى التى تشترك فى التعبير النهائى للطفرة النسيجية (رغم وضوح أساس خلوى) فقد أمكن تمييز ثلاثة طرز عامة ، تعكس خطة تنظيمها الى حد معين ، طريقة نشأتها وطابع تكوينها · وهذه الطرز الثلاثة هى : قطاعية ، حلقية كاملة ، وحلقية جزئية (شكل ٩ ــ ١) ·

والطفرة النسيجية القطاعية ، كما قد يستدل من الاسم ، نجد بها قطاعا نسيجيا فى شكل (خرطة الفطير) يمتد من البشرة الى الداخل نحو مركز



شكل ٩ ـ ١ : تمثيل تخطيطي لثلاثة طرز من الطفرات النسيجية (الكايميرات) • (ا) قطاعية (ب) حلقية (ج) حلقية جزئية • وقد تكون الطفرات النسيجية جينية أو كروموسومية من حيث نشأتها ويمكن بصفة عامة ادراكها من تغير المظهر •

الورقة أو الساق أو الجذر وتتصل جانبيا على الناحيتين بنسيج مخـــالف لها وراثيا أو سيتولوجيا • وهذه القطاعات ثابتة نسبيا وتنمو الى الأمام مع نمو أو استطالة العضو وقد تتباين الفروع والجذور الجانبية التى تنشأ من هذه القطاعات تباينا واسعا فى تركيب أنسجتها ويتوقف ذلك على مكان البوادى التى ينشأ منها الفرع أو الجذر بالنسبة للجزء القطاعى • واذا كان النبات من النوع الذى يتيسر اكثاره خضريا فانه يمكن فصل وانتاج نباتات تكوينها الكامل من النسيج الطافر •

وربما تكون الطفرة النسيجيه الحلقية هى أعظم الطرز ثباتا حيث انها تتميز بوجود طبقة كاملة من النسيج بعمق خلية أو اثنتين أو أكثر تحيـــط بعضو معين • وكثيرا ما تكون الطفرة النسيجية الحلقية مكونة من بشرة خارجية فقط تختلف عن باقى النسيج فى تركيبها الوراثى • وفى حالات أخـــرى قد يكون القطاع الطافر نسيجا داخليا مركزى الموضع أو واقعا بين طبقتين طبيعيتين •

وربما يكون الطراز الحلقى الجزئى هو أكثرها شيوعا ولو أنه أعظمها فى عدم الثبات من حيث استمرار اكثاره • ولا تشمل الطفرة على العمـــوم سوى البشرة السطحية ولا تلتف حول العضو الا جزئيا • وحيث انه لا ينشأ من هذه الطبقة أثناء النمو غير البشرة فلا يمكن للنسيج الطافر أن يدخل فى بناء نسيج مولد للأبواغ أو فرع أو بوادى جذريه •

وربما يكون الكثير من الطفرات النسيجية التى يعتقد أنها قطاعية ، هى فى الحقيقة من الطراز الحلقى الجزئى ، حيث يمكن أن ينشأ هذا الطراز عن

طريق طفور آية خلية من التى تعطى نسيج البشرة فى حين تتضمن نشـــأة الطرازين الآخرين طفور خلية قمية معينة تعطى الخلايا المتسلسلة منها قطاعا من عضو ٠ ومن غير المحتمل أن تطفر أو تتغير أنسجة كاملة لانتاج الطفرات النسيجية ٠

وكثيراً ما أبلغ عن طفرات نسيجية من النوع التلقائى وبوجه خاص فى الثمار والأزهار ٠ ولا يمكن اكثار مثل هــذه التغـيرات مالم تشمل الأنسجة المولدة للأبواغ ٠ غير أنه يمكن ، من ناحية أخرى انتاج الطفرات النسيجية بسهولة والطريق الشائع استعماله فى ذلك هو التطعيم ٠ وللطفرات النسيجية فى السولانم أهمية خاصة فى هذه الناحية ٠ فقد أمكن من الأجزاء التى طعمت الحصول على غصون البشرة بها من أحد الأنواع وتعلو لبا داخليا من نوع آخر كما أمكن عن طريق استخدام مثل هذه الطرق دراسة التفاعلات بين الأنسجة وكذلك دراسة النواتج الجينية أو السيتوبلازمية القابلة للانتشار ٠

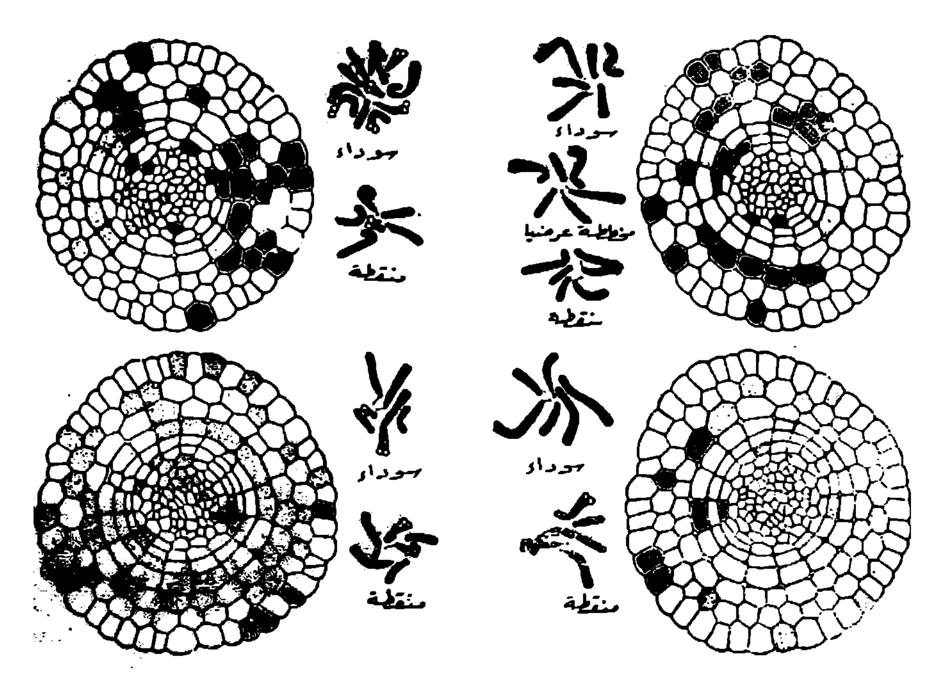
وللطفرات النسيجية الكروموسومية التى يمكن بها تمييز طـــــرز كروموسومية واضحة الاختلاف ، أهمية مباشرة لباحث السيتولوجى ٠ وقد وصفت أمثال هذه الطفرات فى النيكوشيانا والسولانم والداتورا والكريباس ٠ وقد أمكن استحداث المعروف منها فى الداتورا ، مثلا ، بمعاملة البذور النابتة بالكولشسين (ساتينا وبليكزلى وآفرى ١٩٤٠ ، ساتينا وبليكزلى ١٩٤١) ٠ ويمكن تمييز الطبقات المريستيمية الثلاث تبعا لدرجه التعدد المجمـــوعى المستحدث ٠ وقد كانت جميع الطفرات النسيجية من الطراز الحلقى ٠ وحيث انه ليس من الممكن التكهن باستحداث التعدد المجموعى فى أى طبقة معينة ٠ فان الطفرات الثمان والستين التى درست قد أعطت توافيق مختلفة من طبقات ذات ٢ن و ٤ن و ٨ن ، حيث كانت طبقة واحدة أو اثنتان أو ثلاث متعــــددة المجموعات ٠ ولما كان حجم نويات دور الراحة يتناسب تقريبا مع درجة التعدد المجموعى فقد كان من المستطاع استخدام الخلايا التى فى الدور البينى وكذلك الخلايا التى فى دور الانقسام لتعيين مدى وطبيعة التغير ٠ ومن الواضـــح أن استخدام الأنسجة التى تتغير على هذا النحو فى دراسات النشــــآت التشكيلية ذو فائدة كبيرة ٠ ولقد أحسن ساتينا وبليكزلى (١٩٤١) استخدام الطفرات النسيجية فى الداتورا فى شتى مشاكل التكوين ٠

وقد سلك برومفيلد (١٩٤٣ ب) سبيلا مختلفا بعض الشىء عن السابق فى دراسة النشأة التشكيلية عن طـريق اسـتحداث الطفرات النسيجيـة

الكروموسومية فقد عرض الأطراف الجذرية للكريباس أو الفيشيا قابا لأشعة X واستحدث تغيرات كروموسومية غير مميتة ـ أغلبها انتقالات ـ في النسيج المرستيمى · وبتهيئته وسيلة « لوسم » خلية قمية واحدة ثم تعيين طراز ومدى امتداد الانسجة الناشئة من هذه الخلية بعد فترات معينة من الزمن · وكانت أغلبية الطفرات النسيجية المستحدثة قطاعية ووجدت الهيئة الكروموسومية المعدلة فى خلايا القلنسوة الجذرية والبشرة والقشرة والأسطوانة المركزية (شكل ٩ ــ ٢) · وفى العادة كان حوالى ثلث أى قطاع عرضى يظهر به التغير مما ينبىء بأن ثلاث خلايا قمية على الأكثر ينشأ منها جميع الجذر خلف القمة · ويرجع عدم وجود طفرات نسيجية حلقية الى طريقة المعامله والى طراز النسيج الذى عرض لأشعة X · أما فى الداتورا فان الاحتمال أقوى فى أن الأنسجة بكاملها هى التى يرتفع فيها التعدد المجموعى الى درجة معينة تحت تأثير الكولشسين وليست الخلايا المفردة · ومن ناحية أخرى ، فان السبيل الذى سلكه برومفيلد يكمل طريقه ساتينا وبليكزلى من حيث انه يهيىء وسيلة لكشف التسلسل الخلوى . ولكن يعيبه أن تطبيقه مقصور فقط على الأنسجة التى تحوى خلايا نشيطه فى الانقسام ·

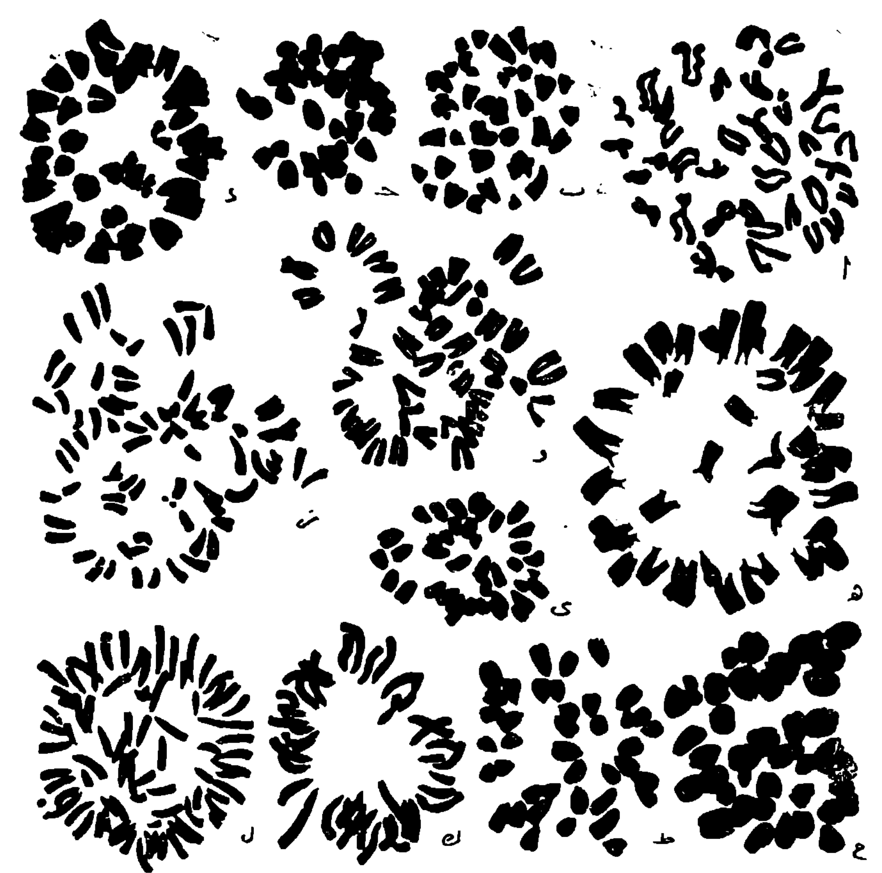
الانقسام الميتوزى الداخلى والاختزال الميتوزى

كان هناك اعتقاد ، كثيرا ما تكرر ذكره فى المراجع القديمة ، فقد كانت الخلايا المتعددة المجموعات التى تحدث أحيانا متفرقة فى كائن ، باقىخلاياه ثنائية المجموعة ، تعتبر كنوع من الشذوذ يمكن أن يرجع الى أخطاء فىميكانيكية الانقسام الميتوزى · وكان لكثرة شيوع وجود الخلايا ذات المجموعات غير المكتملة أو المتعددة المجموعات فى الأنسجة الخبيثة (شكل ٩ ــ ٣) أثر فى تركيز الاهتمام على مثل هذه الكشوف حيث بدا أن هذا التغير فى العـــدد الكروموسومى قد يكون السبب فى الحالة الخبيثة · وقد هيأت المشــاهدات المتكررة لمثل هذه الخلايا فى السنين الأخيرة القوة الدافعة الداعية الى دراسة أفضل تنظيما لهذه الظاهرة (ليفان وهاوشكا ١٩٥٣ ، تيجيو وليفان ١٩٥٤ب هسو ١٩٥٤ أ ، ب) وكان من نتيجة ذلك أن أصبح لدينا الآن مفهوم أحسن كثيرا وان لم يكن كاملا عما يمكن أن يحدث لنويات الخلايا غير المنقسمة خلال عملية التميز والتكوين ·



شكل ٩ ــ ٢ : طفرات نسيجية كروموسومية فى الأطراف الجذرية لنبات كريباس كابيلاريس (أعلى الى اليسار) طفرة نسيجية قطاعية مكونة من خلايا ثنائية المجموعة (منقطة) وخلايا رباعية المجموعة (سوداء) • (أعلى الى اليمين) طفرات نسيجية قطاعية مكونة من ثلاثة طرز مجموعية كروموسوميه استحدثت بالمعاملة بأشعة X (أسفل الى اليسار) طفرة نسيجية حلقية مكونة من طرازين مجموعيين كروموسوميين • (أسفل الى اليمين) طفرة نسيجية قطاعية مكونة من طرازين مجموعين كروموسومين •

وقد كان الاعتقاد فى أن جميع خلايا الكائن ، فيما عدا بعض الأحداث النادرة ، يجب أن تكون بنفس التركيب الجينى والكروموسومى انبثاقا منطقيا من نظرية الكروموسومات للوراثة (هسكنز ١٩٤٧) • ولكنه كان من العسير من وجهة نظر علم الأجنة ادراك حدوث التميز فى كائن خلاياه بصرف النظر عن النسيج التى هى فيه ذات طبيعة وراثية متماثلة • ومن المعروف الآن فى الحشرات حيث بلغت دراسة الخلايا المتعددة المجموعات فيها درجة كبيرة من الكمال أن عملية التغير الهستولوجى بأسرها يصاحبها تغير منظم فى الهيئة الكروموسومية للخلايا المكونة للعضو • فكل عضو له الدرجة الخاصة به من التعدد المجموعى • ولا يلزم أن يكون هذا بسبب وجود درجة موحدة من التعدد المجموعى بل بوجود نمط حيث ان بعض الأعضاء أو الأنسجة قد تتكون من طراز واحد من الخلايا فى حين أن البعض الآخر قد يعرض موزايكات من



شكل ٩ ــ ٣ : انقسامات ميتوزية داخلية فى ورم استسقائى (ادينوكارسينوما TA 3) فى الفأر • من (أ) الى (جـ) الدور التمهيدى العادى ، مبكر ومتوسط ومتأخر • من (د) الى (ح) الدور الاستوائى فى خلايا منقسمة ميتوزيا داخليا ، من (ط) الى (ل) الدور الاستوائى العادى •

خلايا مختلفة تحوى درجات متباينة من التعدد المجموعى • وما زلنا الى الآن فى حاجة الى تقرير المدى الذى يتأثر به التميز الهستولوجى بدرجة التعدد المجموعى وذلك لأن هذا التلازم رغم وضوحه ليس مفهوما • غير آن الوجود المنتظم الى حد ما للخلايا المتعددة المجموعات فى أنسجة كل من النبـــاتات والحيوانات قد بدد الرأى القديم باعتبار هذه الخلايا كنوع من الشذوذ •

وانه لمن المعروف منذ ١٩٠٥ (نيميك) أن النويات المتضـــخمة فى الأنسجة الوعائية فى جذور بعض النباتات متعددة المجموعات وذلك بالرغم من

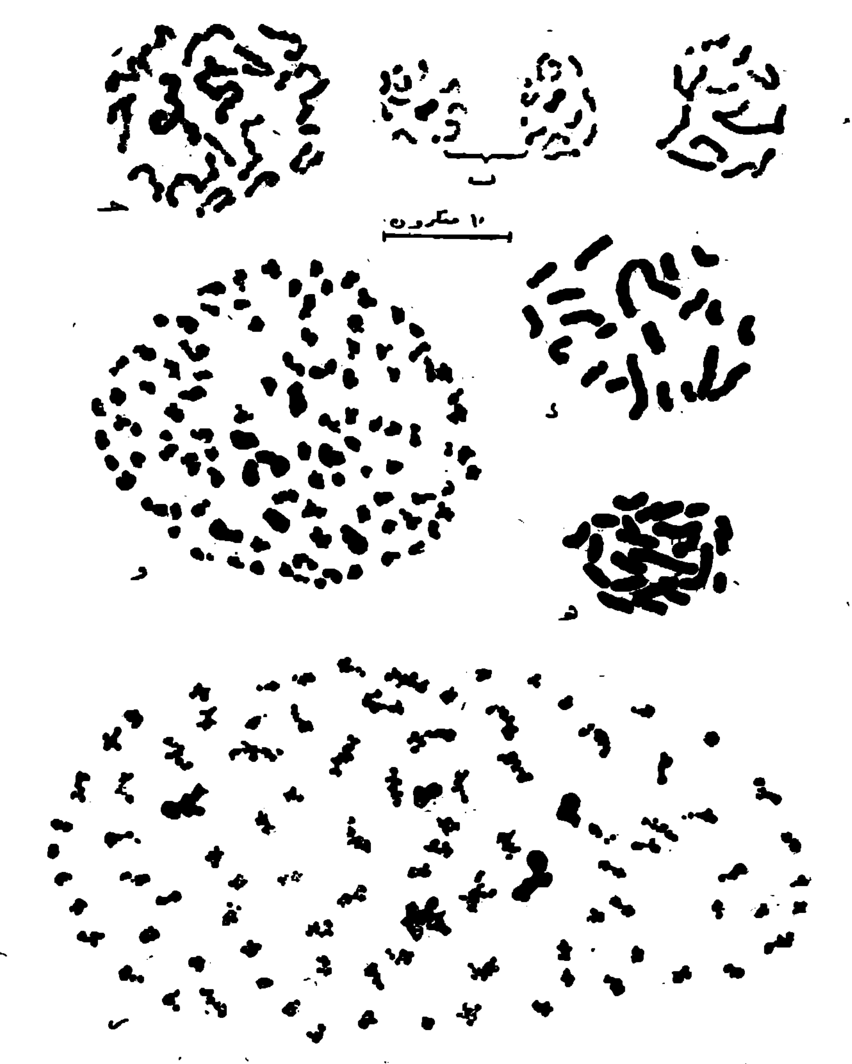
أن الخلايا المرستيمية كانت فى وضوح ثنائية المجموعة ولكن الأمر ظل كما هو حتى جاء جاكوبج وجايتلر ليقدما معلومات كمية عن الوضوح فقد أجريت دراسات جاكوبج (١٩٢٥) على الأحجام النووية وعند رصد الأحجام النووية مقابل تكرارها فى أى نسيج من الأنسجة فى رسم بيانى وجد أن المنحنى ليس من النوع المتصل ولكنه تميز بعدد من القمم أمكن بدورها بيان تناظرها تماماً مع مضاعفات الحجم النووى كما بين أن اندماج نويات الخلايا المتجاورة لا يمكن أن يفسر الظاهرة • وعلل جاكوبج ذلك بوجود موجات من النمو والانقسام الداخلى للمكونات النووية غير مصحوبة بانقسام نووى • وبين هرتفيج (١٩٣٥) أن نفس الظاهرة تجرى عند نمو الخلايا المغذية فى مبيض الدروسوفلا حيث وجد ست أو سبع قمم • وكان التناسب الموجود رائعا حيث كانت الأحجام النووية تتناظر مع خلايا متعددة المجموعات ذات اثنتين وأربع وثمان وست عشرة واثنتين وثلاثين وأربع وستين ومائة وثمان وعشرين من المجموعات وذلك على فرض أن كل مضاعفة للهيئة الكروموسومية كان يقابلها مضاعفة للحجم النووى •

وقد بقى الأمر لجايتلر (١٩٣٧ ، ١٩٣٩ أ ، ١٩٤١) ليوضح الموقف سيتولوجيا ويعطى اسما للظاهرة • وقد أجريت هذه الدراسة مبدئيا على الأنسجة المختلفة لصرصور الماء : جريس لاتيراليس ، وفيه العدد الكروموسومى للذكر فى الخلايا الجسمية ٢١ • والكروموسوم المفرد هو الذى يعين الجنس فالذكر من طراز XO ، وهذا الكروموسوم شديد البكنوزية فى الخلايا الجسمية ولهذا فمن المتيسر تعيين طبيعة التعدد المجموعى لأية خلية مباشرة وذلك عن طريق تحديد عدد الأجسام البكنوزية فى نواتها (شكل ٩ـ ٤) وللخلايا فى الغدد اللعابية نويات ضخمة ويصل التعدد المجموعى بها الى مستوى ٥١٢ و ١٠٢٤ • والى جانب هذا بين جايتلر أن عملية تكوين الخلايا المتعددة المجموعات يتوازى بدقة تامة ، الى مرحلة معينة ، مع السلوك النووى فى الخلايا الجسمية العادية ذات التركيب الثنائى المجموعة ، فتأخذالكروموسومات فى القصر نتيجة للحلزنة • ومع تقدم الدور التمهيدى تظهر بها الزيادة العادية فى قابليتها للاصطباغ ، غير أنه فى الدور التمهيدى المتأخر تقف هذه العملية وتنفصل كروماتيدتا كل كروموسوم الواحدة عن الأخرى دون تحكم خارجى وتأخذ فى حل حلزنتها • ولا ينحل الغشاء النووى ولا يكون هناك مغزل . وعلى ذلك لا تتكون صفيحة استوائية ولا يبدو ما ينبىء عن وجود أى من تحركات الدور الانفصالى ، ولكن قد أتم هذا الانقسام الميتوزى الجزئى فعلا مضاعفة العدد

الكروموسومى فى الخلية • والواقع فى أن بعض الخلايا تحوى عدداكروموسوميا عاليا ، يدل على أن الخلية قد تدخل فى هذه العملية عددا من المرات • وقد أطلق جايتلر على هذه العملية اسم « الانقسام الميتوزى الداخلى » مع الدلالة على أن التعدد المجموعى من هذا النوع فى الخلايا الجسمية يرتبط بعملية الانقسام الميتوزى الذى يوفر ، رغم أى نقص بها ، تضاعف الكروموسومات وانفصالها • والاصطلاح « التعدد المجموعى الداخلى » ما هو الا مجرد وصف لهذه الحقيقةدون أن يشير الى الميكانزم التى تتضمنها ، كما هى الحال أيضا فى المصطلح المماثل « للتعدد المجموعى الميتوزى » فى النويات الجسمية •

ومن الواضح الآن أنه يمكن للكروموسومات أن تتكاثر دون أن يجرى الى جانب ذلك انفصال الكروماتيدات الشقيقة • والناتج فى هذه الحالة هو كروموسوم « بوليتينى » (عديد الخيوط) فى خلية تحتفظ بطابعها المجموعى الثنائى ونحن فى هذه الحالة لسنا متأكدين أن التضاعف النووى يتلو ذلك حيث انه من العسير تعيين الدرجة المضبوطة للحالة البوليتينية (تعـــدد الخيوط) والعقيدة العامة عن كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا أنها بوليتينية (متعددة الخيوط) فى طبيعتها • بينما نجد أمثلة أخرى فى الخلايا المغذية فى الدوروسوفلا (بينتر ورينذورب ١٩٣٩) وفى خلايا الأمعاء فى يرقات الناموس (برجر ١٩٣٨ ، ١٩٤١ وجرل ١٩٤٦) •

والواقع أن التمييز بين النتيجتين النهائيتين ، التعدد المجموعى الميتوزى فى الخلايا الجسمية ، الذى يحتوى على كروموسومات عادية من حيث عدد الخيوط ، أو تعدد الخيوط فى خلية ثنائية المجموعة ، يبدو أنه لا يتعدى تفرقة فى الدرجة • وكما أشار هوايت (١٩٥٤) أن تكوين كروموسومات الغدد اللعابية ذات الطبيعة البوليتينية (المتعددة الخيوط ، والتى توجد فى أنسجة أخرى فى الحشرات ذات الجناحين) ، ما هى ألا حالة خاصة من الظاهرة العامة للتعدد المجموعى الداخلى • ويوجد فى الخلايا المغذية فى الدروسوفلا ما يمكن اعتباره مراحل انتقالية بين الانقسام الميتوزى الداخلى والبوليتينية (تعدد الخيوط) فالتضاعفات الأولى للتركيب الكروموسومى تترك الكروماتيدات وثيقة الترابط فى حزم منفصلة يتفق عددها مع عدد الكروموسومات الأصلية • أما التضاعفات المتأخرة فانها تترك الكروموسومات أشد تفككا فى ترابطها ، غير أنه مع ذلك يبقى دليل على انفصال الحزم وذلك حتى فى الخلايا التى وصلت الى أعلى درجات التضاعف •



شكل ٩ ــ ٤ : انقسام ميتوزى داخلى فى خلايا جسمية فى صرصور الماء (جريس لاتيراليس)٠ (أ) دور تمهيدى ٢ن ٠ (ب) دور نهائى ٢ن فى الأنسجة الضامة للذكر ٠ (جـ) دور تمهيدى ٤ن فى الأنثى ٠ (د) دور استوائى مبكر ٤ن فى الذكر ٠ (هـ) دور استوائى مبكر فى الأنثى ٠ (و) و (ز) دور تمهيدى ١٦ن ٠ الكروموسومات X تكون هتروبكنوزية فى الدور التمهيدى وتعين درجة التعدد المجموعى عن طريق عدد الكروموسومات الهتروبكنوزية ٠

وفى دراسة تالية بين هوايت (١٩٤٦ ب) أنه بالرغم من أننا ندرك أن تضاعف الكروموسوم هو الأساس فى كلتا العمليتين ، فمن الممكن عمليا

الاحتفاظ بالمصطلحين منفصلين حيث ان البوليتينية (تعدد الخيوط) والتعدد المجموعى يمكن أن يوجدا معا فى نفس الخلية . وتتكون الغدة اللعابية فى ذباب الأورام النباتية . لستودبلوسس . من خلايا من الطراز المعتاد الذى يحتوى على الكروموسومات البوليتينية التى توجد فى الأفراد الأخرى لذات الجناحين غير أن الغدة تحتوى الى جانب هذه الخلايا ، وعند الجزء الصاعد من القناة اللعابية . على خلية واحدة ضخمة . يبلغ حجمها ١٥٠ فى ٢٢٠ ميكروناوتحتوى على كروموسومات من الطراز البوليتينى الذى يوجد بالغدد اللعابية ولكن فى عدد مجموعى متعدد (٣٢ مجموعة) . ولا يعرف ما اذا كانت البوليتينية هى التى وقعت أولا ثم أعقبها التعدد المجموعى أو أن العكس هو الذى تحصل . غير أن باور (١٩٣٨) يدعى نتيجة لدراسة للخلايا المغذية أنه يمكن أن تتحول النواة البوليتينية الى نواة متعددة المجموعات عن طريق الانقسام الطـــولى للكروموسومات دون فقد الحالة البوليتينية . ولا تتعارض الحقيقة فى أن قطر الكروموسومات البوليتينية فى الخلية الضخمة فى اللســـتودبلوسس أصغر من قطر الكروموسومات فى الخلايا المجاورة فى الغدة اللعابية مع نظرية باور الفرضية بل يبدو من ناحية أخرى أن مقدرة الكروموسوم البوليتينى على الانقسام الميتوزى الداخلى ليعطى ضعف عدد الكروموسومات هو أمر قد ثبتت صحته نهائيا وذلك من دراسات برجر (١٩٣٨) وجرل (١٩٤٦) على الامعاء اللفائفية لبعوض الكيولكس بيبينز . ومع أننا سنبحث فيما بعد دراساتيهما أساسيا من ناحية الاختزال الميتوزى للعدد الكروموسومى (انظر فيما بعد) ، فانهما قد بينا أن الخلايا التى تحتوى على كروموسومات بوليتينية يمكن أن يجرى بها الانقسام الخلوى وأنه يمكن تحويل الحالة البوليتينية الى تعـــدد مجموعى وذلك بانفصال الأجزاء المكونة للكروموسومات العديدة الخيوط بعضها عن بعض ثم انعزالها .

ولقد درست عملية الانقسام الميتوزى الداخلى على نطاق واسع . نوعا ما فى النباتات وبالأخص فى الأطراف الجذرية حيث يمكن دراسة عملية التميز . الى درجة من الدقة . كحدث متسلسل يمتد من قمة الجذر . حيث يجرى الانقسام دون انقطاع . ثم خلال منطقة الاستطالة ثم منطقة النضج . ودراسة برجر (١٩٤١) لنبات الاسفاناخ . حيث يقتصر التعدد المجموعى الميتوزى فى الخلايا الجسمية على النسيج المنشىء للقشرة (بريبلم) ، تعتبر بصفة خاصة ، مفيدة . (ويمكن أن يبين أن هناك تسلسلا معينا من قمة الجذر الى منطقة التميز) فتتدرج الخلايا من ثنائية المجموعة الى خلايا رباعية المجموعة ولكن الكروموسومات

توجد فى أزواج (٤ن) ثم الى خلايا ٤ن دون تزاوج الكروموسومات ثم ثانية الى خلايا ٨ن مع تزاوج الكروموسومات · وتنبىء الأدلة بأن الانقسام الميتوزى الداخلى عملية منتظمة وتجرى باستمرار مع حدوث الانقسام الميتوزى الداخلى خلال الدور البينى للانقسامات وتوجد حالة مماثلة فى الخلية المغذية (تابيتم) فى الاسفاناخ ويتكاس (١٩٤٥) ولكن التعدد فيها لا يصل الى أكثر من الحالة الرباعية للمجموعة · وفى نبات الاليوم يبدو أن الحالة الرباعية للمجموعة هى أقصى درجة من التعدد تصل اليها مثل هذه الخلايا وهى توجد فى النسيج الوسطى فى الفلقة وفى قشرة منطقة الانتقال بين جذور وساق البادرة ·

وقد ركز هسكنز والمشتغلون معه (هسكنز ١٩٤٨ ، هسكنز وستاينتز ١٩٤٨) جهودهم على موضوع التعدد المجموعى الميتوزى فى الخلايا الجسمية وعلاقته بالتميز · واستخدموا ، الى جانب نباتات أخرى ، ريو دسكالور ، وهو جنس وحيد النوع يحتوى على أجسام هتروكروماتينية (بوادى كروموسومات أو نويات أو هما معا) يمكن تتبعها فى مراحل الدور البينى · وهذه تزيد فى العدد فى الأنسجة المتميزة فى الجذر ، وكما بين جايتلر من قبل أن الزيادة تنشأ عن طريق انقسامات ميتوزية غير مكتملة لا تنقسم فيها الخلية · وتكون النويات الردية المتكونة بعد هذه الانقسامات الميتوزية الناقصة متعددة المجموعات · وقد أمكن بيان أن هذا هو الواقع عن طريق تحفيز هذه الخلايا للدخول فى انقسام ميتوزى بمعاملتها بحامض الخليك الاندولى وأمكن بذلك تعيين العدد الكروموسومى مباشرة · وعند اجراء هذا أمكن بيان أن عملية تكوين الكروموسومات البوليتينية غير متجانسة لجميع كروموسومات النواة الواحدة · أى ان البوليتينية فى بعض الكروموسومات كانت أكثر منها فى البعض الآخر · أو غير متجانسة لكل خلايا النسيج · وبدلا من وجودتضاعف مفاجىء فى عدد الخيوط نجد تغيرا متدرجا من ثنائى المجموعة الى رباعى المجموعة ومن رباعى المجموعة الى ثمانى المجموعة · فاذا قوطع هذا التغير التدريجى قبل تمام عملية التضاعف جميعها فانه يعطى كلا من ، أنسجة مختلطة لدرجات التعدد المجموعى وخلايا كروموسوماتها الفردية غير متساوية فى درجة البوليتينية · ولقد بين ميكى (١٩٤٦ ، ١٩٤٧) أن هذا الطراز من اختلاط الخلايا من حيث التعدد المجموعى حقيقى وموجود فى النسيج الاسبرمى المولد فى خصيات النطاط ، روماليا ·

وعلى الرغم من أن العلاقة بين التميز والتعدد المجموعى الميتوزى فى

الخلايا الجسمية قد تولى مناقشتها عدد من البحاث (انظر هسكنز وستاينتز ١٩٤٨) فان هذه العلاقة ليست واضحة • فنجد أن الخلايا ذات الوظيفة الافرازية كخلايا الغدد اللعابية ، اما متعددة المجموعات (كما فى الجيريس) واما أنها تحتوى على كروموسومات ذات طبيعة بوليتينية (كما فى الدروسوفلا) • ولكن انتشار وقوع البوليتينية (تعدد الخيوط) أو التعدد المجموعى الميتوزى فى الخلايا الجسمية يشير الى ضرورة وجود تفسير آخر مخالف • ويقترح هسكنز (١٩٤٣) أن التعدد المجموعى الميتوزى فى الخلايا الجسمية وتعدد الخيوط يحدثان فى أى خليه توقفت عن الانقسام وتحتفظ بوجود أيضى نشط ، وأن أبسط تفسير يمكن تطبيقه هو أنه يحدث تراكم الكروماتين كناتج جانبى أثناء تأدية الجينات لوظائفها النشيطة وأن هذا التراكم يظهر نفسه فى تكاثر الخيوط الكروماتينية • وعلى هذا الأساس ، كلما طال بقاء الخلية دون انقسام زادت درجة تعدد الخيوط أو التعدد المجموعى •

وفى الوقت الحاضر لا يمكن أن نعتبر أن وجهة النظر هذه قد استتبت نهائيا ولكن ربما كان أكثر الأمور أهمية فى دراسات هسكنز هو السؤال الذى أثاره كيف يحتفظ بالعدد الزيجوتى دون تغيير ؟ ويبدو أن الجواب يقبع فى الحقيقة الواقعة بأن العدد الكروموسومى الأصلى يحتفظ به فى الأنسجة التى تنشط خلاياها فى الإنقسام ، وأنه لا يظهر ، كملاحظة أولى على الأقل أن العدد الزيجوتى يحتفظ به فقط عند استتباب التوافق الزمنى بين الانقسام الخلوى وتكاثر الكروموسومات فاذا صارت العملية الأخيرة فى سرعة أكبر أو توقف الانقسام الخلوى تماما ، ينشأ التعدد المجموعى أو تعدد الخيوط نتيجه لذلك ، أما اذا سار الانقسام الخلوى فى سرعة أكبر من التكاثر الكروموسومى أو اذا حل الانقسام الخلوى بعد تحقيق التعدد المجموعى فالذى يحدث هو الاختزال الميتوزى • ونحن نعرف الآن ، أن هذه هى الحال فى بعض الانسجة •

وعلى الرغم من أن الانقسامات الاختزالية ترتبط طبيعيا بعملية تكون الخلايا التوالدية فى الحيوان وبعملية تكوين الأبواغ اللاجنسية فى النباتات الراقية،فانه يعرف بحدوث انقسامات ميتوزية اختزالية وتحدث هذه الانقسامات فى النباتات على نحو فردى مبعثر ، وبقدر ما يمكن الحكم عليه ، دون أية علاقة بعملية تكوينية منتظمة أو تميز تركيبى • أما فى الحالات القليلة للاختزال الميتوزى التى أبلغ عنها فى الحيوان ، نجد أن العملية منتظمة فى البق الدقيقى ايسيريا برتشيزى ، وفى البعوض كيولكس وربما على نحو مبعثر بين كائن وآخر فى أنواع أخرى •

وكان هيوز وشريدر (١٩٢٥ ، ١٩٢٧) أول من وصف اختزالا ميتوزيا يجرى بنظام فى حشرة البق الدقيقى ، ايسيريا برتشيزى ، والمعروف عن هذا النوع أنه يعطى ذكورا واناثا عادية وكذلك خناثا عاملة • والطراز الجنسى الأخير هو الذى يجرى فيه الاختزال الميتوزى عند تميز الخلايا الذكرية أثناء تكوين الغدة التناسلية فى الجزء الداخلى منها • ومع أن النظام الذى يجرى به الاختزال فى هذه الخناث التى تشبه ، فى جميع الوجوه الأخرى ، الاناث العاديه غير معروف ، الا أن الكروموسومات الموجودة فى النويات الأحادية المجموعة ممكن التعرف عليها والتحقق من تمثيلها لمجموعة احادية كاملة • وتتكون كتلة من النسيج الأحادى المجموعة عن طريق التكاثر السريع لهـذه الخـلايا وتكون خلايا هذا النسيج الخلايا الأمية الأولية للاسبرمات وبعد ذلك يجرى بكل من هذه الخلايا انقسام انشطارى واحـد لتعطى خليتين اسـبرميتين ، وتطابق هذه العملية تماما تلك التى تجرى فى الخلايا الأمية الاسبرمية فى الذكور العادية الاحادية المجموعة • أما الخلايا الخارجية للغدة فتنمو الى نسيج مبيضى وبحدوث انقسام اختزالى فى خلاياه ، كما فى الاناث العاديه تماما ، تعطى بيضات مختزلة • ويحدث احيانا أن تحاصر خلية ثنائية المجموعة داخل كتلة النسيج الأحادى المجموعة وقد تبدأ هذه الخلية تكاثرا سريعا وتكوينا ، تماما كالذى يجرى فى الخلايا الثنائية المجموعة العادية فى النسيج المبيضى وكذلك الى درجة تكوين الخلايا المغذية التى تحيط بخلية أميه بيضية مبكرة ، الا أن هذه الخلايا المحصورة سرعان ما يحل بها البوار وتختفى •

وقد درست الانقسامات الاختزالية (الميتوزية) فى الغشاء الطـلائى للأمعاء اللفائفية فى البعوض كيولكس بيبينز ، بمعرفة كل من برجر (١٩٣٨ ، ١٩٤١) وجرل (١٩٤٦) • ففى أثناء الجزء الأخير من حياة اليرقة فى البعوض وكذلك لساعات قليلة أثناء طور العذراء ينمو الغشاء الطلائى للأمعاء اللفائفية عن طريق زيادة الخلايا فى الحجم دون حدوث تكاثر للخلايا • فيكون قطر الخلايا فى البداية من ٣ الى ٤ ميكرونات ولكنها تأخذ فى الزيادة تدريجا حتى تصل أكبر الأقطار عند التحور ما بين ١٠ الى ١٧ ميكرونا • ويبدأ تكوين الغشاء الطلائى للحشرة البالغة عند الساعة الثامنة تقريبا من حياة العذراء ويتم تكوينه عند الساعة الثانية عشرة الى الرابعة عشرة • وفى خلال هـذه الفترة تجرى الانقسامات الاختزالية ويتكون الغشاء الطلائى للحشـــرة البالغة من الانقسامات الخلوية لخلايا الغشاء الطلائى اليرقى وليس من الخلايا

المجددة أو الأقراص التكوينية للحشرة البالغة • ويكون قطر الخلايا الطلائية الجديدة للحشرة البالغة أصغر من قطر الخلايا اللفائفية التى نشـــأ منها •

كان معروفا من مدة ، أنه يتكون فى خلايا المعى الوسطى فى البعوض مركبات من الكروموسومات المتضاعفة • ودلت الزيادة التدريجية فى حجـــم النويات أثناء حياة اليرقة على أن عملية تكاثر الكروموسومات مستمرة ولكننا لا ندرك حدوث انقسامات اختزالية الا بعد أن أجريت دراسة للانقســـامات الخلوية فى هذه الخلايا ذات التعدد المجموعى العالى • ومع بدء عملية التحور نجد أن الأمعاء اللفائفية تتكون من عدد قليل من الخلايا الكبيرة • يرتبط حجم الخلية مع درجة التعدد المجموعى التى تصل اليها • غير أن التعـــدد المجموعى يتحقق عن طريق التضاعف المتكرر للكروموتيمات أثناء دور الراحة ممتدا ، وبذلك لا يحدث انقسام ميتوزى داخلى على النحو الذى وصفه جايتلر • وبينما نجد فى المرحلة الوسطى لعملية التحور خلايا من أحجام كثيرة متباينة فاننا لا نجد عند نهاية هذه العملية الا خلايا من أحجام صغيرة جدا مع قليل جدا من الخلايا الكبيرة الحجم •

وتجرى الانقسامات الاختزالية على النحو التالى : فى الدور التمهيدى يؤدى التكثف التدريجى للكروماتين الى تكوين ثلاثة أزواج من الكروموسومات الغليظة (ن = ٣ فى البعوض) • كل منها يحتوى على عدد من الخيوط يختلف من ٢ الى ٣٢ ، ومع حلول أواخر الدور التمهيدى نجد أن كلا من هذه الأزواج قد انفصل الى الوحدات المكونة له ، وبعد ذلك يظهر أن الخيوط النظـــيرة تتحد عن طريق عملية تلاصق ميتوزية فى أزواج وتصل الى القرص الاستوائى بهذه الحالة • وتحتوى الخلايا الكبيرة على ٢٤ أو ٤٨ من هذه الازواج مصطفة على القرص ثم يحل الدور الانفصالى وينفصل كل كروموسوم عن الآخر دون حدوث أى انقسام طولى آخر ، لتعطى خليتين شقيقتين بعدد مختــــزل من الكروموسومات • وتعرض الانقسامات التى تلى ذلك نفس السلوك ، أى التكثف الى خيوط سميكة فى الدور التمهيدى ، ثم انفصالها الى خيوط مفردة ، ثم تلاصق الخيوط النظيرة فيما يبدو ، ثم انفصال الخيوط المتلاصقة الواحد منها عن الآخر ليعطى اختزالا ثانيا • وفى النهاية تحتوى الخلايا الطلائية اللفائفية للحشرة الكاملة ١٢ أو ٢٤ كروموسوما (٤ن أو ٨ن) بدلا من ٤٨ أو ٩٦ كروموسوما كانت موجودة أولا عند بداية عملية التحور •

ومن ذلك يبدو أن عملية تضاعف الكروموسومات ، التى تؤدى الى نشأة خلايا ذات طبيعة متعددة المجموعات ، يتبعها نظـام آخر معـــوض ينصف باستمرار العدد الكروموسومى • ويقترح برجر أن هذه وسيلة للوصول الى عملية تحور سريعة جدا لبعض الأنسجة المعينة • ولكن بالرغم من أن الخلايا المتعددة المجموعات قد وصفت فى كثير من الحشرات فأنه لا يعرف الى أى مدى ينتشر هذا النظام •

ولم يمر تفسير برجر للأحداث السيتولوجية فى البعوض دون اعتراض (هوايت ١٩٥٤) • غير أن ما أجراه جرل بعد ذلك من دراسات لم يترك أى شك فى صحة الدراسات الأصلية •

وقد هاجم هسكنز (١٩٤٨) وهسكنز واستينتز (١٩٤٨) موضوعى الاختزال والانعزال الميتوزى فى الأطراف الجذرية للبصل (آليوم) والريو • فعن طريق المعاملة بحامض الخليك الاندولى ، استحثا للانقسام خلايا لم تكن لتنقسم أبـدا فى الحالات العـادية وبينا أن كثيرا من الأنسجة ذات طبيعة متعـددة المجموعات وأنها أصبحت كذلك عن طريق عمليـة الانقسام الميتوزى الداخلى • وأحيانا كانت توجد بعض الخلايا القليلة الأحادية المجموعة ، وقد أدى هذا الى سبيل تجريبى لاستحداث « انقسام ميوزى » ميتوزى ، حيث ان استعمال الحامض النووى الريبوزى أو ملحه الصوديومى بتركيزات من ١ الى ٢ فى المائة لمدة من ٦ الى ١٢ ساعة زاد على نحو فعال معدل حدوث الانقسامات الاختزالية الميتوزية • وتشبه هذه الانقسامات تلك التى تجرى فى الخلايا الميوزية فى أن التلاصق يقع وينتهى الأمر بأن تنتظم الكروموسومات النظيرة المتزاوجة على الصفيحة الاستوائية • ولا يزال الأمر يحتاج الى تحديد فيما اذا كان لهذه الانقسامات عواقب وراثية تنشأ من العبور والانعزال الميتوزى •

السيطرة الوراثية على انقسام الخلية

أينما نحصل على بيانات وراثية وافيه ، نجد أن الخصائص العامة للوراثة فى كل من النباتات والحيوانات ثابتة على نحو ملحوظ دائما • ففى الحيوانات الفقارية مثلا يبدو أنه لاتوجد أية انحرافات عن الطراز المندلى الصريح للوراثة عند دراسة جينات مفردة • ويمكن أن يقال نفس الشىء عن

كائنات أخرى كثيرة • وبالطبع قد بسطت هذه الحقيقة دراسة التوارث الى درجة كبيرة ، حيث يمكن استنباط القواعد الأساسية من التجارب التي تجرى على كائنات مناسبة ، ويمكن تطبيق النتائج المستخلصة بصفة عامة والى درجة معقولة من الثقة على الغالبيه العظمى من الأنواع التي لا تصلح للدراسة المعملية • وما من شك في وجود تباين ولكن الخصائص المادية للانقسام الميوزى في أساسها ـ وهي التلاصق والعبور والانعزال ـ ثابتة بدرجة كافية تسمح بعمل تعميمات من الواقع السيتولوجي الى التفسيرالوراثي وبالعكس • وقد أوضحنا هذا في الأبواب السابقة حيث ناقشنا عددا من الأنواع المختلفه عند بحثنا للحقائق التي تستند الى الوراثة وأسسها المادية •

وعلى ذلك ، فانه يمكن النظر الى الانقسام الخلوى ، سواء كان ميتوزيا أو ميوزيا ، كسلسلة من الأحداث متناسقة في كل من الزمان والمكان لكى تعطى نتيجة نهائية منتظمة : أي خليتين شقيقتين متماثلتين في حالة الميتوزى وجاميطات متنوعة في حالة الميوزى • ومن المنطق أن نفرض أن عملية الانقسام الخلوى بأكملها تخضع لسيطرة شديدة نوعا لجينات معينة أو مجموعات من الجينات ، وذلك بالرغم من أن تقرير هذا كان يعتبر مستحيلا لولا الحقيقة بأن الجينات تطفر وأنه ينشأ نتيجة لطفورها اختلافات يمكن تتبعها سيتولوجيا واختبارها وراثيا • وحتى في الحالات التي توجد فيها انحرافات عن نظام طبيعى مألوف ، وتميز هذه الانحرافات مجموعة كاملة من الكائنات ذات القرابة مثل نسرين الكلاب وذباب الأورام النباتيه ، فلابد من افتراض أن هذه الانحرافات الثابتة تخضع للسيطرة الجينية وانها قد وصلت الى مركزها الحالى العجيب عن طريق عمليات التطور • وحيث ان هذه الأنواع مستمرة في التكاثر وصامدة للمنافسه فلا مناص من هذا الافتراض •

وسنبحث في هذا الجزء فقط ، تلك الانحرافات التي ثبت أن السيطرة الوراثية عليها نتيجة تغيرات في جين واحد ، وأهميتها عظيمة من وجهةالنظر الخاصة بالنظم الخلويه • فهي تقوم مقام تجربه بديعة الأحكام ، يختل فيها وجه واحد من أوجه الانقسام الخلوى ، فيمكن للباحث من هذا الاضطراب أن يبين أولا ، الاعتماد المتبادل بين الأجزاء والعمليات المختلفة في الخلية لاتمام الانقسام الخلوى بنجاح وأن يعين ثانيا ، الأهمية النسبيه للخطوات المختلفة في تحليل للأنظمة التي تعمل داخل الخلية •

الانقسام الميتوزى

التغيرات التى تطرأ على الانقسام الخلوى والتى تتسبب فيها الجينات الطافرة أكثر شيوعا ، كما هو المتوقع ، فى الانقسام الميوزى عنها فى الانقسام الميتوزى حيث أن العملية الأولى أكثر تعقيدا وتتسع فيها الفرص لأنواع الشذوذ أن تعبر عن نفسها • وأكثر من ذلك أهمية ، الحقيقة فى أن الاضطرابات الكبيرة فى الانقسامات الميتوزية لا تلبث أن تودى بحياة الخلايا التى تحدث بها وتنتهى بموت الكائن • والمفروض ن استبعاد هذه الجينات من العشيرة يجرى بمعدل سريع الى حد ما • ولا يتيسر للكائن أن يعيش حتى يمكن دراسة ظروف الاضطراب الا اذا كانت الاضطرابات فى الانقسام الميتوزى غير ضارة نسبيا فى آثارها أو أن تأثيرها لا يظهر الا غرارا أو تقع فى جزء غير حيوى من الجسم •

وأحسن الحالات التى يمكن فيها اكتشاف التغيرات فى الخلايا الجسمية هى حيث يتيسر تتبع العوامل الوراثية الواسمة أو الصفات الجنسية بكل وضوح بحيث تعطى أدلة على الاحداث التى جرت • فالتذنيث (أى أن يكون الجسم خليطا من أجزاء مذكرة وأجزاء مؤنثة) المحكوم وراثيا من الحالات التى تنير الموضوع • وقد وجد مثل واضح فى يرقات دودة الحرير ، بومبيكس موراى (جولد شميدت وكاتسوكى ١٩٢٧ ، ١٩٢٨) • وينشأ التذنيث الذى يحكمه جين واحد مع الموزايكية الجسمية أثناء عملية الاخصاب نتيجة اختراق نواة قطبية بأحد الاسبرمات ونواة البيضة بآخر • وحيث ان الذكر فى دودة الحرير هو الجنس المتماثل الجاميطات ، فان جميع الاسبرمات تحمل الكروموسوم X ، ومع ذلك فقد تكون مختلفة وراثيا اذا كانت مستمدة من فرد خليط • أما النويات القطبية فقد تحتوى على الكروموسوم X أو الكروموسوم Y ، ومهما كان الأمر فان نواة البيضة تكون دائما مخالفة ، أى أنه اذا احتوت النواة القطبية على الكروموسوم Y فان البيضة نتيجة للانعزال ستحمل الكروموسوم X أو العكس • وتغوص النواة القطبية بعد اخصابها ثانية فى البيضة التى أصبحت مخصبة أيضا ، وفيما يبدو تلعب دورا فى التكوين يعادل النواة الزيجوتية • وهكذا يمهد الطريق لتكوين أفراد موزايكية ، مع ظهور الموزايكية فى صفات أوتوسومية وكذلك فى صفات جنسية •

وقد درس فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ضرب من الموزايكية من طراز

آخر . وقد يكون هذا الطراز هو السبب فى الموزايكية على نحو أعلى كثيرا مما يعتقد بصفة عامة . وهذا هو طراز الموزايكية الناشىء من العبور الميتوزى . والمفروض أن التزاوج الميتوزى للكروموسومات الذى تتميز به أنواع ذات الجناحين هو الذى يجعله ، باديء ذى بدء ، ممكنا . ولكن العلاقة الفريدة بين العوامل « ضئيل الاشواك M » العديدة وبين مكان وحدوث العبور الميتوزى ظاهرة محيرة للغاية (سترن ١٩٣٦) . فالعبور الميتوزى يحدث فى غياب العوامل M لضئيل الأشواك ، ولكن بمعدل أقل كثيرا . وعند وجودها يؤثر كل منها على العبور الميتوزى على نحو خاص بكل منها . وعلى العموم ، فان وجود « ضئيل » يزيد من حدوث العبور الميتوزى وأكثر ما يكون ذلك فى ذراع الكروموسوم الذى توجد فيه ، كما أن عوامل « ضئيل » ، المرتبط منها بالجنس تكون فى تأثيرها أشد من الموجود منها فى الاتوسومات . فمثلا Mm الموجود فى الكروموسوم X يؤثر بشدة على العبور الميتوزى الى يمين « شائط sn » (٠ر٢١) وبمعدل أقل الى يسار هذا الموقع . ومواقع « ضئيل M » الأخرى أقل نوعية فى تأثيرها . ولكن فى الحالات التى استخدمت فيها سلسلة من الجينات المرتبطة فى تجربة واحدة أمكن بيان أن العبور كان أكثر حدوثا بالقرب من السنترومير منه عند المواقع التى يزداد بعدها عنه . كما أن وجود كروموسوم Y اضافى له تأثير فى زيادة معدل العبور الميتوزى ، بالرغم من أن معدله بصفة عامة أعلى فى الاناث منه فى الذكور التى تتماثل فى تركيبها الوراثى .

ومن العسير تصور كيف أن العوامل « ضئيل » تحدث آثارها وغالبيتها ان لم تكن جميعها اقتضابات . وربما كان العبور سواء منه الميوزى أو الميتوزى، كما يقترح هوايت (١٩٥٤) ، يختلف تبعا للاطار البروتينى للكروموسوم وأن المواقع « ضئيل » ، تؤدى عن طريق تأثيرها على البيئة الخلوية الى مثل هذه التغيرات سواء كانت نوعية فى الكروموسوم الذى تقع فيه أو فى النواة بصفة عامة . وحيث ان التأثيرات تكون أشد ظهورا بالقرب من السنترومير فان الشك يتسرب الى أن للهتروكروماتين دورا فى هذا الموضوع . وربما يكون التأثير الوراثى للموقع «ضئيل» هو أن تصبح المناطق الهتروكروماتينية أكثر لزوجة ، وأن هذه اللزوجة تكون أشد ظهورا فى الكروموسومات التى تحمل العامل « ضئيل » منها فى الكروموسومات الاخرى التى فى نفس النواة . واذا تحقق مثل هذه الحال أثناء التزاوج الميتوزى فان فرصة العبور الميتوزى تزداد كثيرا دون شك .

ومن الحالات الأخرى للشذوذ الميتوزى المحكوم وراثيا ، حالة وصفت فى الدروسوفلا سيميولانز (سترتفانت ١٩٢٩ ، والد ١٩٣٦) • فالجين «كلاريت ca» (أحمر قرنفلى) طفرة متنحية فى الكروموسوم الثالث تعطى ، الى جانب تعديل لون العين ، تأثيرا أساسيا أثناء الانقسام الميوزى فتتسبب فى شذوذ تكوين المغزل مما ينتج عنه عدم حيوية جزء كبير من البيض بسبب عدم انتظام الانعزال واستبعاد الكروموسومات • غير أن هذه التأثيرات تنتقل وتستمر فى الأنسجة الجسمية اذ تظهر نسبة عالية من الأفـــراد الشـــاذة والمذنثات بين النسل الناتج القليل نسبيا • وفى أول الأمر اعتقد سترتفانت أنه يمكن تفسير النتائج الشاذة على أساس فرض استبعاد أحد كروموسومى X خلال الانقسام الميوزى أو خلال أحد الانقسامات التفلجية (انقسامات البيضة المخصبة) الأولى ، ولكن والد أمكنه أن يبين أنه الى جانب الانقسامات الشاذة التى تسببت فى ظهور نويات متفرقه ، كان هناك أيضا اعادة ضم كروموسومات متفرقة الى نويات منتقصة أثناء الانقسامات التفلجية الأولى • أى أنه يحدث أحيانا ، أثناء الانقسام الميوزى ، أن يفشل الكروموسوم X (يمكن أيضا تتبع الكروموسوم الرابع وبيان أنه يسلك نفس السلوك) فى الوصول الى أحد القطبين وبدلا من ذلك يكون حول نفسه غشاء نوويا منفصلا • ثم تتحد ، فيما بعد ، هذه النواة بالنواة التى تجرى بها الانقسامات التفلجية ويمر الكروموسوم المفرد الى أحد القطبين • فاذا حدث هذا أثناء الانقســـام التفلجى الأول نتج عن ذلك فرد مذنث ويعوز النسيج المنتقص الكروموسوم X (أو الكروموسوم الرابع) المستمد من الأم (تموت البيضات التى يعوزها الكروموسوم الثانى أو الكروموسوم الثالث حيث ان الكروموسومين ضروريان لتكوين المغزل) • ويؤثر الجين « كلاريت ca » على تكوين المغزل فى الانقسام الميوزى والانقسامات التفلجية فى الاناث فقط ولا يؤثر الا على لون العين فى الذكور • ويوجد جين فى الدروسوفلا ميلانوجاستر يظهر أنه نظير للجين « كلاريت » فى الدروسوفلا سيميولانز ولكنه عديم الأثر (على الانقسامات) فى هذا النوع ، ولكن هناك طفرة استحدثت بأشعة X تسمى « كلاريت اللانفصالية » موجودة فى الدروسوفلا ميلانوجاستر تحدث نفس أنواع الشذوذ التى يحدثها «كلاريت» الموجودة فى سيميولانز (لويس وجنجريلا ١٩٥٢) •

وهناك تغير ميتوزى آخر محكوم وراثيا ، هو الذى وجده بيدل (١٩٣١ ، ١٩٣٣ أ) فى سلالة معينة من الذرة • والمسئول عن الحالة هو جين متنح يعرف باسم « تعدد الانقسام الميتوزى po » والانقسام الميوزى فى هذه

السلالة طبيعى وتتكون رباعيات الأبواغ الصغيرة بانتظـام • وعند اقتراب موعد الانقسام الميتوزى آلاول للبوغ الصغير تنقبض الكروموسومات وتبدو فى مظهر شبيه بالميوزى وقد لوحظت تكوينات شبيهة بالكيازما • ومع أن الكروموسومات لا تنقسم فانه تحدث انقسامات خلوية فى تتابع سريع لتفصل الكروموسومات فى خلايا صغيرة، ولا يحتوى كثير من الخلايا الا على كروموسوم واحد ، وقد توجد خلايا أخرى خالية من الكروموسومات حيث ان عـدد الانقسامات قد يصل الى خمسة • وبالطبع يكوو العقم تاما ، ويتمتع مايقرب من ١٠٪ من الأكياس الجنينية بالحيوية ويتوافر بها مجموعة أحادية طبيعية مكونة من عشرة كروموسومات مما يشير الى أن فعل الجين أثناء تكوين الأكياس الجنينية أقل شدة منه أثناء تكوين الجاميطوفايت المذكر •

الانقسام الميوزى

لقد وصف عدد كبير نوعا من أنواع الشذوذ الميوزية المحكومة وراثيـا (دارلنجتون ١٩٣٧ أ ، جدول ٦٢) • وهذه تؤثر على التزاوج والعبور وانقباض الكروموسومات وحجمها وتكوين المغزل • بل فى الحقيقة ، على كل ناحية تقريبا يمكن تصورها من نواحى السلوك الميوزى يصح أن تختل • وكان جل ما درس ، بأعظم اتقان ، تأثيرات هذه الجينات فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى النباتات • ففيها يمكن اكتشاف الاضطرابات بسهولة حيث يهيىء عقم حبوب اللقاح أول دليل على نوع عميق من الشذوذ • كما يظهر أيضا أن اختلال عملية تكوين الأبواغ الصغيرة أكثر سهولة من اختلال عملية تكوين الأبواغ الكبيرة • ويتبين هذا من الحقيقة فى أن معظم التأثيرات الجينية التى تجمعت حول كل مايعرف بطرز « العقم الذكرى أو السدائى » تتميز بأن تعبيرها مقصور على الذكر ويظل تـكوين الأكياس الجنينية الحيـة دون أى عائق • والمفروض أن حساسـية الجاميطوفايت المذكـر ترجع الى وجوده دون حماية نسبيا فى الحالة الأحادية المجموعة بمقارنته مع الأكياس الجنينية المحمية • الا أن هذا لا يوفر الجواب الكامل حيث ان تعبير الكثير من هذه الجينات يظهر أثناء العملية الميوزية نفسها • وسنذكر هنا قليلا من حالات الشذوذ العديدة فقط •

وقد كشفت دراسات بيدل فى الذرة عن عدد من الاضطرابات الميوزية التى برهنت على أنها ذات أهمية كبيرة • وأحدها يعرف باسم « اللاالتلاصقى

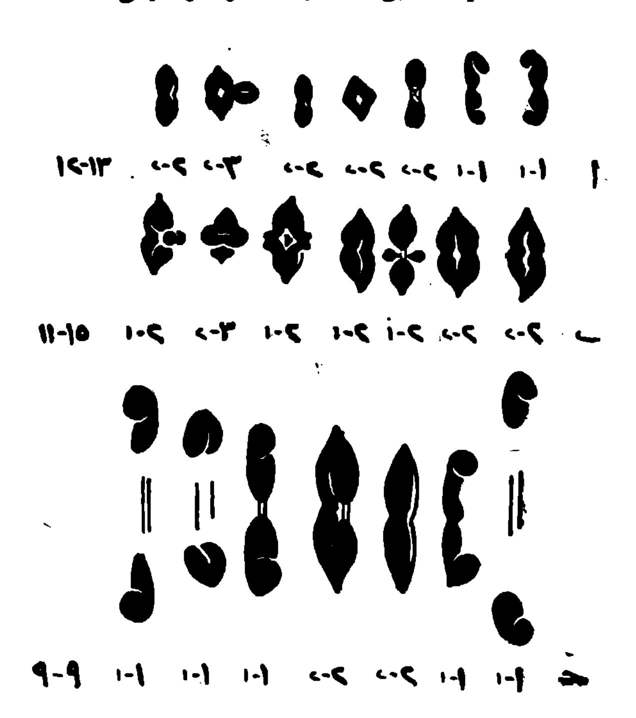
« as » (بيدل ١٩٣٠ ، ١٩٣٣ ب) ويؤثر على تكوين الوحدات التزاوجية الثنائية مما يترتب عليه وصول أغلبية الكروموسومات الى الصفيحة الاستوائية كوحدات أحادية بدلا من ثنائية • وقد بين فحص الخلايا البوغية الأمية فى الدور التشتتى خلايا تحتوى من عشرة الى صفر من الوحدات الثنائية كما بين أن تجمع الوحدات الاحادية على الصفيحة الاستوائية وتوزيعها أثناء الدور الانفصالى فيما بعد غير منتظم الى درجة كبيرة ، ومع ذلك فانه تتكون جاميطات مذكرة قادرة على الحياة وبدرجة تسمح بدراسة العبور فى النباتات اللاتلاصقية الأصيلة • وقد أدت الحقيقة من أن التزاوج فى الدور الضام ، وحتى فى الدور التزاوجى ، ضعيف جدا فى هذه النباتات الى حمل بيدل على الشك فى وجود تداخل كبير ضد العبور ، ولكن على نقيض ذلك وجد رودز (١٩٤٧) أن العبور أعلى من الطبيعى • وتعطى سلالة الذرة اللاتلاصقية as جاميطات أحادية المجموعة وجاميطات ثنائية المجموعة • ولا شك فى أن الجاميطات الأحادية مستمدة من الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة التى تحتوى على الحد الأدنى من الكيازمات الذى يتوافق مع التوزيع المنتظم للكروموسومات ، غير أن نشأة الجاميطات الثنائية المجموعة لايزال غامضا • ومع ذلك فمن الممكن أن تكون مستمدة من الخلايا الميوزية التى لم تتكون بها كيازمات وحدث كبت للانقسام الميوزى الأول وانقسمت الوحدات العشرون الأحادية كما يحدث فى خلية ميتوزية • ومع ذلك فقد كان معدل العبور أعلى من الطبيعى فى كلا نوعى الخلايا الأحادية والثنائيه المجموعة ، وكان أشد الفروق ظهورا الزيادة الكبيرة فى معدل العبور المزدوج • ففى المنطقة ws - lg - gl من الكروموسوم الثانى كانت نسبة العبور المزدوج فى السلالتين ، اللاتلاصقية والعادية ، حوالى ٢٥ : ١ بينما زاد الطول الوراثى لهاتين المنطقتين بما يقرب من الثلث فى السلالة اللاتلاصقية • وقد أحرزت نتائج متوافقة للمنطقة c - sh - wx فى الكروموسوم التاسع •

وبكل جلاء يشذ الموقف نوعا ما فى سلالة الذرة اللاتلاصقية فى أن العبور يحدث بمعدل عال ولكن دون تكوين أو ظهور الكيازمات فى صورة يمكن اكتشافها • ومع أن الوقت الذى يحدث فيه العبور غير معروف فهناك مايكفى من الدليل للاعتقاد بأن غياب الكيازمات لايرجع الى معدل سريع جدا للانزلاق الطرفى . والمفروض أن العبور يمكن أن يقع فى انقسام خلوى سابق للعملية الميوزية (بما يشبه عبور الخلايا المولدة فى الدروسوفلا) . ولكن ليس هناك دليل يشير الى الحصول على مجموعات من الكروماتيدات العبورية كالتى

تنتج فى مثل هذه الحالات · ويعرف أيضا أن ظروفا وراثية مشابهة تحكم التلاصق توجد فى الداتورا (برجنز وكارتللدج وبليكزلى ١٩٣٤) وفى الكريباس (ريتشاردسون ١٩٣٥) ولكن لم يدرس الموقف فى العبور فى هذه الحالات كما بحث فى الذرة ·

ويتوقف حجم وشكل الكروموسومات فى الانقسام الميوزى على الأحداث التى تقع قبل الدور الاستوائى · وبالرغم من أنه لايعرف الا القليل عما يمكن أن يدخل فى تغيير حجم الكروموسوم داخل النوع الواحد فقد أمكن بيان فى كلا النباتين سيكيل (لام ١٩٣٦) ولوليام بيرين (توماس ١٩٣٦) أن هذه الخاصية تخضع للسيطرة الوراثية · وكما يتبين من شكل ٩ ـ ٥ ، نجد أن نباتين منعزلين من سلالة معينة من اللوليام يعرضان حجمين مختلفين للكروموسومات فى الدور الاستوائى . وذلك بالرغم من أنه يجب فرض أن المحتوى الجينى لكل منهما واحد · وربما كان من الايسراعتبارأن المادةاللاجينية الموجودة على الكروموسومات تختلف فى الكمية · غير أن معلوماتنا حاليا عن التركيب الكيميائى للكروموسومات بدائية للغاية وغير متكاملة الى الحد الذى يجعل هذا الرأى مجرد خيال ·

ويمكن بسهولة تغيير شكل الكروموسوم تجريبيا عن طريق عوامل بيئية مختلفة · الا أن هناك دراستين معروفتين جيدا قد بينتا أن أطوال الكروموسومات وتوزيع الكيازمات فى الدور الاستوائى يمكن أن تتأثر بجينات معينة · فالنبات البستانى ، ماتيولا انكانا ، ذو كروموسومات قصيرة طبيعيا ، والكيازمات فى الوحدات الثنائية شديدة الانزلاق الطرفى (لزلى وفروست ١٩٢٧) · وهناك صورة طافرة منها ذات كروموسومات طويلة تظهر الكيازمات فيها بينية ، وهى حالة يمكن أن تعزى اما الى تبكير للدور الاستوائى يتسبب فى عرقلة الحلزنة وأيضا عملية الانزلاق ، واما الى سرعة أبطأ لعملية الحلزنة · وكلاهما يؤدى الى نفس النتيجة النهائية · وتتوازى هذه الظروف ، الى درجة قريبة ، مع حالة وجدت فى بسلة الزهور (شكل ٧ ـ ١٠) فيما عدا أنه فى هذا النوع تعتبر الكروموسومات الطويلة والكيازمات البينية هى الحالة الطبيعية ، والطراز القصير الكروموسومات هو الصورة الشاذة (آبكوت ١٩٣٧) · والى جانب هذا فان الطراز القصير الكروموسومات سدائى العقم أيضا ، ويبدو أن السبب يرجع الى أن نمو المتك يكون أشد بطئا · وذلك لأن الدور الاستوائى الأول يحل فى الوقت الذى يكون فيه حجم المتك قد تعدى الحجم الخاص بهذا الدور أثناء عملية تكوين الأبواغ الصغيرة ·



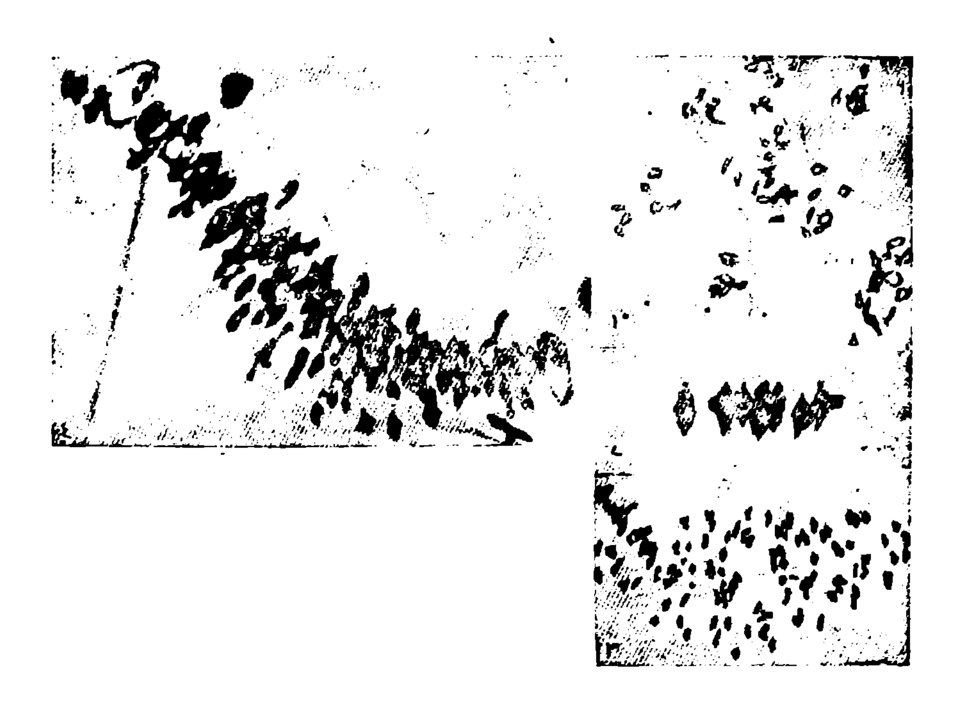
شكل ٩ ـ ٥ : وحدات تزاوجية ثنائية من الدور الاستوائى أو الدور الانفصالى المبكر فى ثلاث نباتات من عشب الرأى (الزوان) المعمر « لوليوم بيرين » تبين فروقا فى حجم وعدد الكيازمات فى الكروموسومات المختلفة : (أ) الأم لكل من (ب) و (جـ) • تمثل الأرقام نسبة العدد الكلى للكيازمات الى العدد التام الانزلاق منها •

وتساعد دراسة كلارك (١٩٤٠) التى أجراها فى الذرة فى بيان التغيرات التى يمكن استحداثها وراثيا فى التركيب البنائى للمغزل • فالجين « مغزل متفرق dv » ، الناشيء من التعريض للأشعة فوق البنفسجية ، يتسبب فى الحالة الأصيلة ، أن يجعل المغزل فى الخلايا الأمية لحبوب اللقاح يأخذ شكلا شاذا ، فبدلا من الحصول على مغزل متجمع يكون بناء ثنائى الاستدقاق ، تكون الصورة المعتاد الحصول عليها مغزلا متفرقا يتشعع عند القطبين • وفى بعض الحالات المتطرفة يستطيل المغزل الى درجة كبيرة وفى استطالته هذه يتبع محيط الخلية ، وينتج عن ذلك أن يتكون فى الدور النهائى عند القطب عدد من النويات بدلا من نواة واحدة • ولذلك فان الانقسام الثانى الذى يتلو يكون شاذا حيث ان كل نواة ، بصرف النظر عن عدد الكروموسومات التى قد تحتويها ، تكون مغزلا خاصا بها وقد يكون هذا المغزل أو قد لا يكون من النوع المتفرق •

وأحيانا يتكون من كل خلية أمية للأبواغ الصغيرة أكثر من أربعة أبواغ ، ولكن حين يتكون أربعة فقط فان كثيرا منها يكون عديد النويات • كما قد يظهر أيضا بالانقسام الميتوزى فى البوغ الصغير مغازل من النوع المتفـــرق ولكن بمعدل أقل • وطبعا اننا نتوقع حدوث عقم لحبوب اللقاح ولكن الحقيقة فى أن دراسة سبعة نباتات قد بينت أن المدى يختلف من ١٣٪ الى ٩٠٪ ، تشير الى أن عوامل بيئية مختلفة تغير من تعبير الجين أو أن المحيط الوراثى الذى يوجد فيه هذا الجين يعين درجة تأثيره فى تغيير شكل المغزل •

وقد نذكر مثلا أخيرا للسيطرة الوراثية على خطوة معينة فى الانقسام الميوزى فى النباتات ، وهو بالذات ، تكوين الخلايا الأمية البوغية العديدة المجموعات فى الشعير (سميث ١٩٤٢) فالخلايا الأمية لحبوب اللقاح فى السلالات العادية لهذا النوع تحتوى على سبع وحدات تزاوجية ثنائية • الا أن سميث وجد فى احدى السلالات ، وبالأخص فى الزهيرات الجانبية ، خلايا أمية لحبوب اللقاح تحتوى على ١٤ و ٢١ و ٢٨ و ١١٢ أو أكثر من الأعداد للأزواج الكروموسومية (شكل ٩ ــ ٦) • والظاهر أن الجدر الخلوية تغيب فى هذه الخلايا فتتكون كتل سيتوبلازمية من الخلايا المندمجة تشمل كل أو بعض محتويات حجرة متكية واحدة • وليس من الواضح اذا ما كانت الجدر الخلوية لا تتكون اطلاقا أو أنها تتكون ثم تختفى فى الدور التمهيدى المبكر • ولكن اندماج الكتل السيتوبلازمية يحدث قبل التلاصق حيث قد وجدت فى كثير من الأحيان وحدات تزاوجية عديدة الكروموسومات • ويبدو أنه يحدث أيضا اتحاد للصفائح الاستوائية مما ينتج عنه أن تتكون فى المندمج الخلوى صفائح متناهية الطول متماوجة المظهر • ولم تبد أية اعاقة للحركة الانفصالية وذلك حتى فى الحالات التى كانت فيها الأقراص الاستوائية متناهية الشذوذ ، ومع ذلك فانه قد بدا أن طول المغزل لم يتغير الا قليلا • ونتيجة لذلك يبدو أنه من غير المحتمل أن يكون المغزل ثنائى الاستدقاق بل يشبه الطراز المتفرق الذى وصفه كلارك •

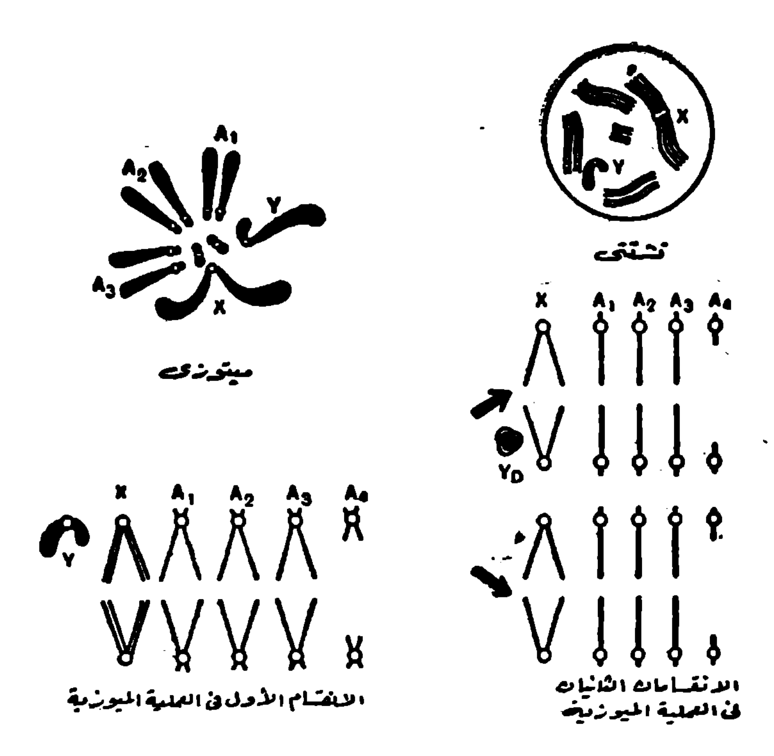
وفى الدروسوفلا ميلانوجاستر يوجد عدد من الجينات يؤدى الى الشذوذ الميوزى • وأحد هذه الجينات يعرف بالجين C3g وهو متنح بالكروموسوم الثالث يمنع العبور ويؤدى الى كثير من عدم الانفصال الأولى فى الاناث الأصيلة له (جاون ١٩٢٨ ، ١٩٣٣) ، وليس له تأثير فى الذكور • على أنه يوجد جين أكثر طرافة من ذلك وهو جين « النسبة الجنسية » الذى يوجد فى العشائر



شكل ٩ ــ ٦ : خلايا أمية للأبواغ الصغيرة عديدة المجموعات الكروموسومية فى الشعير نتيجة عمل جين متنح ٠ (١) دور تشتتى ٠ لا تظهر حدود واضحة بين الخلايا ٠ (٢) الدور الاستوائى الأول فى نبات شعير عادى (٣) الدور الاستوائى الأول فى خلية أمية للأبواغ الصغيرة يظهر بها حوالى ١١٢ زوجا من الكروموسومات ٠ (٤) الدور الاستوائى الأول من نفس النبات المصور فى (٣) مظهرا ١١٣ وحدة ثنائية وأربع وحدات رباعية ٠

البرية للدروسوفلا سودو ابسكيورا والدروسوفلا برسيميلس (سترتفانت ودبزانسكى ١٩٣٦) ٠وهو معروف فى أنواع أخرى من الدروسوفلا (جرشنسون ١٩٢٨) ، ولكن لا يعرف اذا ما كان النظام واحدا فى جميع الحالات ٠ ويؤدى عند وجوده فى الذكور الى نسبة شاذة عالية جدا من الاناث (أكثر من ٩٠٪) فى النسل وذلك بغض النظر عن التركيب الوراثى للأم ٠ ويرجع التفسير السيتولوجى الى حدوث انقسام شاذ فى الخلايا الأمية للاسبرمات (شكل ٩ ــ ٧) ٠ فلا يقع تزاوج بين الكروموسومين X و Y ، ويرى فى الدور التشتتى أن الكروموسوم X قد انشطر مرتين ، وبهذا يحتوى على أربع كروماتيدات بدلا من اثنتين كالمعتاد ٠ وينقسم هذا الكروموسوم فى كل من انقسامى العملية الميوزية وعلى ذلك يحتوى كل اسبرم ، ناتج من مثل هــذا الانقسام على كروموسوم X ٠ ثم بتلقيحها لبيضات تحمل الكروموسوم X

تنتج آناثا فقط • أما الكروموسوم Y فلا ينقسم ، ومع أنه يمر فى الانقسام الاول الى أحد القطبين فان الأمر ينتهى بأن تحوطه حويصلة منفصلة ثم ينحل• وفى بعض الأحيان يسمح انقسام خلوى بشمول الكروموسوم Y فى الاسبرم (قد لا تحتوى بعض الاسبرمات على الكروموسوم X بينما قد يحوى البعض الآخر كلا الكروموسومين X و Y)ومن هذه تنشأ الذكور النادرة نسبيا •



شكل ٩ ــ ٧ : الانقسام الميوزى فى ذكر من سلالة « النسبة الجنسية » فى الدروسوفلا اوبسكيورا • A_1 - A_4 الاوتوسومات • الكروموسوم X ينشطر فى كلا انقسامى العملية الميوزية • أما الكروموسوم Y فهو هتروبكنوزى ويتلاشى فى آخر الأمر yD •

وليس لهذا الجين تأثير فى الاناث • ولا يعرف كيف تتعين الحالة السيتولوجية فى الذكور الا أنه فى الحالات التى وجد بها جين للنسبةالجنسية فانها كانت مصحوبة بانقلابات • وقد قدم الاقتراح (دارلنجتون ودوبرانسكى ١٩٤٢) بأن زيادة التنوية فى الكروموسوم X تتسبب فى مسلكه الشاذ وهو اقتراح ناشىء من الحقيقة بأن معدل الذكور يكون أقل انخفاضا عند

درجة الحرارة ٥ر١٦° مئوية منه عند الحرارة ٢٥° مئوية (يفترض دارلنجتون أن كمية الحامض النووى فى الكروموسوم تتأثر بالحرارة) .

وانعزال كروموسومات الجنس فى ذكور صابغ القطن ، ديزدركوس كونيجياى ، ذو أهمية فى هذا الموضوع بالرغم من أنه لا يعرف شيء عن السيطرة الوراثية على هذا الانعزال (راى ــ شودهورى ومانا ١٩٥٢) . وهى من ناحية تعتبر عكس الحالة الموجودة فى ذكور الدروسوفلا التى تحمل جين النسبة الجنسية . فذكور الديزدركوس تبعا لنظامها الجنسى بالتركيب XY . والكروموسومان X و Y لا يتزاوجان ، وعلى الرغم من أن كلا منهما ثنائى التركيب وتوجيههما على الصفيحة الاستوائية ككروموسومات مفردة ينبىء بأن انقساما انشطاريا سيحدث بها ، فان الكروموسوم X يذهب الى أحد القطبين والكروموسوم Y الى القطب الآخر . وفى الانقسام الثانى ، يبقى السنتروميران دون انقسام ولا ينقسم هذان الكروموسومان انشطاريا وبدلا من ذلك يمر الكروموسوم X (أو Y) مبكرا (قبل باقى الكروموسومات) الى قطب أو آخر . وبذلك يفتقر نصف الاسبرمات الى كروموسوم الجنس . وهناك ما يدل على أن اسبرمات هذا النصف غير عاملة . ولا تنقسم كروموسومات الجنس الا عند الانقسام التفلجى الأول (بعد الاخصاب) .

العقم السدائى (الذكرى)

للعقم السدائى فى النباتات أهمية غير عادية ولا يرجع ذلك الى تعدد الأسباب التى يمكن أن تنشأ عنها فحسب ، بل بسبب قيمته الذاتية الى مربى النبات . ومن الوجهة التجريبية فانه يمكن بالطبع دراسة العقم السدائى فقط فى النباتات التى تعطى خلايا بيضية عاملة . أو حيث تتعين هذه الحالة نتيجة جين متنح . وليس هناك شك فى أن العقم الذكرى يحدث أيضا فى الحيوانات ولكن تعوزنا الفرصة تماما ، فيما عدا الأنواع الخنثى ، فى اجراء أى تحليل وراثى .

وقد لوحظ حدوث هذه الظاهرة فى النباتات مرات عديدة . ويرجع الاهتمام الحالى بالعقم السدائى ، وخصوصا فى الأنواع ذات القيمة التجارية ، الى الحقيقة فى أنه ، نظرا لأن هذه الأفراد تحمل خلايا ذكرية غير عاملة

يمكن استخدامها بنجاح فى انتاج البذرة الهجين وما يصاحبها من قوة للهجين. وكما أوضح ريك (١٩٤٥) فان مزايا استعمال طوافر العقم السدائى عديدة : فعملية الحصى لا تصبح ضرورية ، وليس هناك خطر اختلاط البذرة نتيجة التلقيح الذاتى ، وفى الغالب يكون من السهل تمييز هذه النباتات فى الحقل بسبب نموها الخضرى القوى (وهذا صحيح فى الطماطم بصفة خاصة) . وحيث ان الحالة تتعين عادة بجينات مفردة متنحية فان نباتاتها تؤلف ٥٠٪ من نسل التلقيح الرجعى وبذلك يتيسر الحصول عليها فى أعداد كافية للانتاج التجارى للبذرة الهجين .

وبالطبع يتميز العقم السدائى بعدم انتاج خلايا ذكرية حية ، ومن الواضح أن هذا يمكن أن يتسبب فيه مختلف من الأحداث التى تتداخل لتمنع تكوين حبوب لقاح طبيعية . وكما تبين من عدد من الدراسات فان الاحداث المخلة يمكن أن تطرأ عند أية مرحلة على مدى سلسلة من الخطوات المتتابعة تبدأ من المراحل التى تسبق العملية الميوزية الى اتمام انتاج حبوب لقاح طبيعيةالمظهر ولكنها فاقدة الحيوية . فمثلا ، قد وصف فى الذرة عشرون طرازا مختلفاللعقم السدائى (امرسون وبيدل وفريزر ١٩٣٥) . كما أن دراسة طوافر العقم السدائى التى قام بها ريك (١٩٤٥) فى الطماطم تدل بوضوح على أنهبينما تكون النتيجة النهائية واحدة فان السبب الذى يعين العقم قد يكون مختلفا وهكذا ، فقد شوهد فى أربعة نباتات عقيمة سدائيا ms (1-4) السلوك التالى : ففى الأول ms_1 تجرى به المراحل الابتدائية للانقسام الميوزىولكن يتم الانهيار الكامل للخلايا الأمية لحبوب اللقاح فى الدور التشتتى . وفى ms_2 يكون السلوك الميوزى طبيعيا ولكن سرعان ما يحدث انحلال للأبواغ الصغيرة بمجرد تكوين الرباعيات البوغية . ويظهر فى الثالث ms_3 اعاقة فىتكوين النسيج المولد قبيل بدء الانقسامات الميوزية ومع ذلك فقد تنجح خلايا قليلة فى الاستمرار فى هذا الانقسام الى أن تصل الى الدور الاستوائى الاول أو الدور الانفصالى الأول . فى حين يعرض الرابع ms_4 سلوكا ميوزيا طبيعيا تقريبا ولكن يكون دخول الخلايا فى عملية الانقسام بغير انتظام ، ونتيجة لذلك ، ومع أن الوقت الذى يحدث فيه التدهور الخلوى ليس محددا تماما ، فانه لا تصل خلايا الى دور النضج وهى محتفظة بحيويتها . كما أبلغ ليسلى وليسلى (١٩٣٩) عن حالة للعقم السدائى فى الطماطم لا يحدث فيها تدهور للخلايا الذكرية الا قبيل النضج مباشرة ، ولكن عرف أن هذه الحالة تتضمن جينين متنحيين .

وكانت الطوافر التى بحثها ريك فى الطماطم خصبة من حيث تكوين البذور • الا أن تكوينها كان أكثر ضعفا فى الثالث ms_3 منه فى نباتات الأجيال التى تلت المستمدة من ms_3 وكانت خمسة طوافر أخرى ، وهى ثنائيــة المجموعة مثل الطرز الأربعة السابقة ، عقيمة سدائيا وعقيمة أيضا بيضيا • وقد عرف أن نباتا واحدا كان لا تلاصقيا فى الخلايا الأمية لحبــوب اللقــاح وفرضا كذلك فى انقسامات الكيس الجنينى • وعلى الرغم من أن باقى النباتات كانت عقيمة فان الانقسام الميوزى فى الخلايا الأمية لحبوب اللقاح كان طبيعيا ولكنه مصحوب بانحلال الأبواغ الصغيرة فى المراحل التى تلى ذلك •

وقد وجد أن فشل عقد البذور ينشأ بسبب طرازين من الشذوذ فى الكيس الجنينى (ريك ١٩٤٦) • ففى الطراز المعروف « بالمنهار » تتكون الأبواغ الكبيرة الأربعة طبيعيا ولكن التدهور يحل عند احدى المراحل قبل التكوين الكامل للكيس الجنينى • وقد يحدث تضخم لخلايا الغلاف الداخلى للبويضة ومع أن هذا الطراز هو أكثر مايكون مميزا للنباتات العقيمة الثلاثية أو الرباعية المجموعة منه للنباتات الوراثية العقم الثنائية المجموعة • والأخير يتضمن مايعرف بالطراز «الاستبدالى» الذى لا يحدث به تميز للخلية الأمية للأبواغ الكبيرة ولا يتكون به طور جاميطى ، بل تبقى الخلايا القمية للنيوسيلة ، والتى تنشأ بينها عادة الخلية الأمية للأبواغ الكبيرة ، كمجموعة من الخلايا غير المتميزة وتستمر كذلك الى تمام نضج الزهرة ، أو قد تتضخم خلايا الغلاف الداخلى ولكن الأنسجة الخارجية للبويضة تتكون طبيعيا •

وليست سلالات الطماطم ذات العقمين ، السدائى والبيضى ، هى القاعدة بل هى الشاذة اذ أن غالبية النباتات ذات العقم السدائى كاملة الخصوبة بيضيا وهذا صحيح ، بصفة خاصة ، فى الذرة حيث ان جميع النباتات ذات العقم السدائى المحكوم وراثيا لا يظهر بها ضعف فى حيوية البيضات •

الانعزال التفضيلى للكروموسومات

ان توزيع أى كروموسوم معين أثناء الانقسام الميوزى سواء بالنسـبة للقطب الذى يصل اليه أو بالنسبة لأى كروموسوم غير نظير يتوزع معـه يكون عشوائيا بصفة عامة • والمحافظة على هذا التوزيع العشوائى شرط

ضرورى اذا أريد لقانون مندل الثانى للوراثة أن يبقى قائما . ولكن الارتباط يفرض قيودا معينة على التوزيع العشوائى للجينات تختلف فى كبر أو صغر شدتها . وقد هيأت دراسة كاروثرز للكروموسومات النظيرة غير المتكافئة الحجم فى عدد من أنواع النطاط ، برهانا ماديا على التوزيع العشوائى للكروموسومات الكاملة .

وبالطبع يتحتم أن نجد النظام الذى يحكم مثل هذا التوزيع خلال سلوك الوحدات التزاوجية الثنائية . ففى أغلب النباتات والحيوانات تحتفظ الوحدات الثنائية بكيانها حتى بداية الدور الانفصالى وذلك نتيجة لتكوين الكيازمات . وتوجيه أى زوج من الكروموسومات النظيرة على الصفيحة الاستوائية هو بالنسبة للمحور الطولى للمغزل فقط وليس بالنسبة لأى قطب معين ، وهو كذلك مستقل عن أى زوج آخر من الكروموسومات المتناظرة . ولهذا فاننا قد درجنا على اعتبار تلك الأنظمة الوراثية والسيتولوجية التى تحقق نوعا ما المقتضيات المنتظرة على أساس الوراثة المندلية على أنها طبيعية . وكانت هذه العلاقات الى جانب الواقع المعروف من أن فشل تكوين الكيازما فى كثير من الكائنات يتبعه غالبا عدم انفصال ، داعيا الى تعميم هذه الحقائق فى صورة « نظرية الكيازما كأساس للتزاوج فى الدور الاستوائى » (دارلنجتون ١٩٢٩) .

غير أنه لا يمكن تطبيق هذه النظرية بصفة شاملة (كوبر ١٩٤٤ ، ١٩٤٥) . وبدأ يتكون تدريجيا الادراك بأن توزيع الكروموسومات سواء كان عشوائيا أو غير عشوائى يمكن أن يحكمه عدد من الأنظمة ليست جميعها تتصل بتكوين الكيازما (مثلا حالة ديزدركوس كونيجياى) . ولايزال الأساس السببى للكثير من هذه الانظمة مفتقرا الى التوضيح ولكن مع ذلك ليس هناك شك فى أن العمليات الميوزية تعرض مدى واسعا من المرونة .

الانعزال غير العشوائى لكروموسومات الجنس

فى الحالات التى لا يوجد فيها الا كروموسوم واحد للجنس XO أو تكون كروموسومات الجنس متعددة ، فلابد من قيام نظام آخر ، غير تكوين الوحدة التزاوجية الثنائية العادية ثم الانفصال لضمان التوزيع المنتظم

للكروموسومات التى تعين الجنس الى القطبين • ففى الكائنات التى تمثلها أنواع النطاط ، حيث يوجد نظام الجنس XX : XO ، نجد أن الكروموسوم X فى الذكر مختلف البكنوزية ويمر قبل الأوان فى الدور الانفصالى الأول الى أحد القطبين ويجرى انفصال كروماتيدتى الكروموسوم X فى الانقسام الثانى • ويجرى عكس هذا السلوك ، أى انشطار الكروموسوم X فى الانقسام الأول ثم الانعزال فى الانقسام الثانى ، فى قليل من الكائنات فقط وبالأخص الكوكسيدات والرعاشات والذباب النارى فوتينوس •

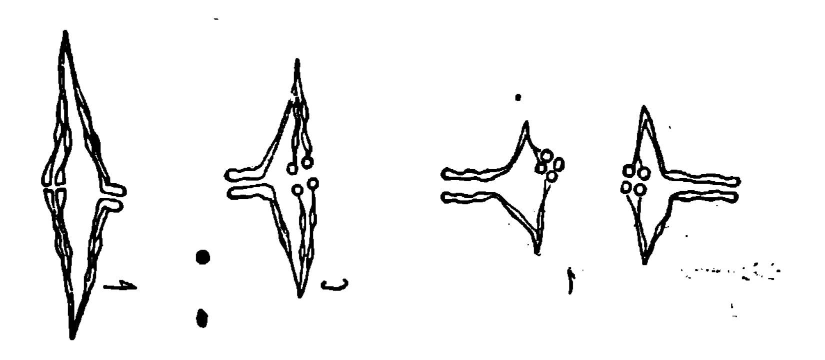
ففى الكوكسيد لافيللا استتب نوع فريد من الشذوذ فى سير الكروموسوم ففى هذا الكائن ينشق الكروموسوم X فى الدور التمهيدى الى كروماتيدتين تنفصل الواحدة منهما عن الأخرى ، وقد تصبح كل منهما محاطة بحويصلة منفصلة تماما • وتسلك كل من الكروماتيدتين فى الانقسام الأول سلوك الكروموسومات الفردية المستقلة فتنشطر ثانيا وتذهب الأنصاف الشقيقة (أنصاف الكروماتيدات) الى القطبين المتقابلين • غير أنه فى الانقسام الثانى يقترب نصفا الكروماتيدتين X بعضهما من بعض ويتزاوجان تزاوجا وثيقا ثم يمران معا كوحدة واحدة الى أحد القطبين •

وقد بين سيلر (١٩٢١) بطريقة مختلفة نوعا أن انعزال الكروموسوم X يمكن أن يتأثر بالبيئة • ففى النوع الحرشفى الأجنحة تاليبوريا تيوبيولوزا يمر الكروموسوم X الى الجسم القطبى عندما تكون درجة الحرارة عادية أو أقل من العادية ، ولكنه فى درجات الحرارة العالية أو فى البيضات فائقة النضج يكون شديد الميل الى البقاء فى البيضة • وحيث أن الأنثى فى التاليبوريا هى الجنس المختلف الجاميطات فان درجات الحرارة خلال الفترة التى يجرى فيها الانقسام الميوزى الأول لها تأثير واضح على النسبة الجنسية •

أما فى الحالات التى يوجد فيها النظام XY لكروموسومات الجنس والتى توجد فيها أجزاء نظيرة محدودة بين الكروموسومين X و Y ، أو لا توجد ألبتة ، فيجب أن يعتمد الانعزال المنتظم على نظام آخر غير الذى ينظمه تكوين الكيازمات ، ويجب أن يكون هذا صحيحا فى ذكر الدروسوفلا حيث لا يوجد عبور • وقداقترح دارلنجتون (١٩٣٤ أ) أن الكروموسومين X و Y يتصلان دائما عن طريق كيازمتين بالقرب من السنترومير • ونظرا لأن هاتين الكيازمتين تكونان دائما عكسيتين فان كلا منهما تبطل مفعول الأخرى فيما

يتعلق بالتبادل الوراثى ولكن فى نفس الوقت يضمن تكوينهما التوزيع المنتظم لهذين المكونين (X و Y) ٠

ولقد بين كوبر (١٩٤٤) عدم صحة النظرية الفرضية الخاصة « بالكيازمتين العكسيتين » ومن الواضح الآن أن تكوين الكيازمات أو ، بالتأكيد ، التزاوج فى الدور الاستوائى ،ليس من الخصائص الضرورية للتوزيع المنتظم ٠ وهذا صحيح فى كثير من أنواع الحشرات مثل المانتيدات وأنواع معينة من الذباب وعدد من أنواع الخنافس الحقيقية ٠ ففى المانتيدات (هيوز ــ شريدر ١٩٤٣ أ) يحدث تقارب مادى بين النظيرين ولكن لاتتكون كيازمات (شكل ٩ ــ ٨) ٠ وفى بعض الحشرات الاخرى المعينة قد يكون التزاوج عن بعد فقط أو قد ينضم النظيران لمدة قصيرة عند أطرافهما (التزاوج عن طريق اللمس ثم الانفصال) (شكل ٧ ــ ٧) ٠



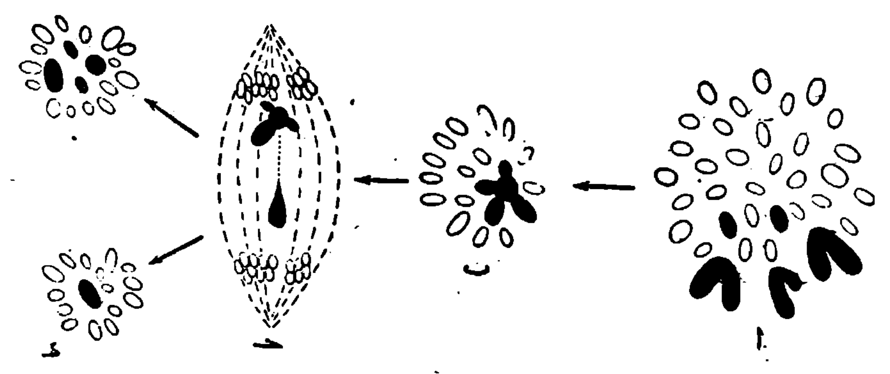
شكل ٩ ــ ٨ : وحدات تزاوجية ثنائية من الدور الانفصالى الأول فى الخلايا الأمية للاسبرمات فى المانتيد ، كاللىمانتيس وهى تنفصل دون أى دليل على وجود كيازمات سابقة ٠

ولقد وصف ويلسون (١٩٢٥) انحرافا هاما عن هذا السلوك فى coreid bug ميتابوديوس ، حيث تتكون وحدات تزاوجية ثنائية بين أغلب الكروموسومات النظيرية ولكن الكروموسومات «m» الصغيرة لا تتزاوج بأى من الطرق وبدلا من ذلك ترتب نفسها فى وسط الصفيحة الاستوائية محاذية للمحور الرأسى للمغزل وكل منها منفصل عن الآخر فى كل وضوح ٠ ومن هذا الوضع تنفصل طبيعيا ٠ وواضح أن هذا نظام خاص لضمان التوزيع فى غياب التزاوج ٠

أما دور الهتروكروماتين فى ضمان تحقيق الانفصال الطبيعى فتدل

عليه الدراسات التى أجراها ساندلر وبرافر (١٩٥٤) • فقد اختبرا طرزا مختلفة من ذكور الدروسوفلا ميلانوجاستر بالتركيب XY و XYY لمعدلات فقد الكروموسوم X والكروموسوم Y • وتختلف الطرز فى كمية الهتروكروماتين وتوزيعه فى الكروموسومات X • وكان أكبر معدل لفقد الكروموسومات فى الحالات التى كان اختزال التناظر بين الكروموسومات كبيرا مما ينبىء بأن الانفصال يتصل بالتزاوج فى الهتروكروماتين ولا يتصل بالتزاوج السنترومیرى •

وفى الحالات التى توجد فيها كروموسومات جنس متعددة لابد أن تتهيأ ظروف خاصة لضمان التوزيع الصحيح للكروموسومات التى تعين الجنس سواء تكونت الكيازمات أو لم تتكون • وقد أعطى هوايت (١٩٥٤) أمثلة عديدة لهذه الحالات ولكن نكتفى بذكر اثنين منها • فمن الطرز التى تناظر النظام XO نجد أن الذكور فى العناكب X_1X_2O أو الذكور فى نوع المن يوسيرافيس بتيولى $X_1X_2X_3X_4O$ وفى كل من الحالتين تذهب الكروموسومات X الى نفس القطب فى غياب قرناء التزاوج • وربما تكون هذه الطرز قد نشأت من الطراز XO الأكثر بساطة والذى سبق أن توطد فيه النظام الخاص بانعزال الكروموسوم X مع الاحتفاظ بهذا النظام الذى يعتبر ضرورة اذا ما أريد الاحتفاظ ببقاء واستمرار الطرز المتعددة الكروموسوم X • وفى الحالات التى يوجد فيها كروموسوم Y مع



شكل ٩ ـ ٩ : سلوك الكروموسومات $X_1X_2X_3X_4Y$ فى الخنفساء بلابس لوسيتانيكا • (أ) دور استوائى فى خلية مولدة للاسبرمات • (ب) الدور الاستوائى الأول مظهرا الكروموسومات X والكروموسومات Y مكونة وحدة تزاوجية متعددة الكروموسومات • (ج) الدور الانفصالى الاول مبينا انفصال الكروموسومات X عن الكروموسوم Y • (د) الدوران الاستوائيان فى الانقسام الثانى • وقد بينت كروموسومات الجنس سوداء والاوتوسومات محددة بخطوط •

الكروموسومات X المتعددة . كما فى البق المفترس (من العائلة ريدوفيدى) . فان الكروموسومات X تنعزل من الكروموسوم Y المفرد • والشكل ٩ ـ ٩ يوضح كيف يتحقق هذا فى الخنفساء التنبريونيدية . بلابس لوسيتانيكا. الا أنه فى هذه الحالة لم يستبعد امكان تعدد الكروموسوم Y ، كما أنه لا يعرف ما اذا كانت تتكون كيازمات أم لا •

وتخدم دراسة كوبر (١٩٤٦ أ) لانفصال الوحدة الثلاثية X_1X_2Y فى ذكور الدروسوفلا ميراندا كمثل للكيفية التى يجرى بها مثل هذا التوزيع التفصيلى (انظر أيضا هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ أ) لمعرفة سلوك الوحدات الثلاثية X_1X_2Y فى ذكور الفاسميدات) • ويتزاوج كل من الكروموسومين X مع الكروموسوم Y وينفصلان معا عنه نتيجة للتوجيه المناسب على الصفيحة الاستوائية • ومع أنه لا تتكون كيازمات فى هذا الطراز من الانفصال فان كفاءة التوزيع فيه تقرب من ١٠٠٪ • والواقع أنه حتى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث تتكون عادة الكيازمات بين الكروموسومين X • فان أزواج كروموسومات الجنس الخالية من الكيازمات يمكن فيها للكروموسومين أن ينفصل كل منهما عن الآخر بطريقة عادية • مما يدل على أن غياب الكيازما فى نوع يعتبر فيه العبور من الأحداث الطبيعية لا يستلزم أن يؤدى الى شذوذ ميوزى (كوبر ١٩٤٥) •

وللطريقة التى تتوجه بها الوحدة الثلاثية أثناء الدور الاستوائى الميوزى فى الدروسوفلا ميراندا علاقة مباشرة على النظام الذى يحدث به عدم الانفصال الثانوى فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • ولنستعد هنا ذكر أن بردجز (١٩١٦) وجد أن الاناث الشاذة الناشئة من بيضات عدم الانفصال (الأولى) والتى بالتركيب XXY تعطى عددا من النسل الشاذ • وقد أطلق على هذه الظاهرة اسم عدم الانفصال الثانوى • وقد افترض وجود منافسة فعالة بين الكروموسومين X والكروموسوم Y فى اجتذاب قرين للتزاوج وأنه عندما يكون اثنان من هذه الكروموسومات الثلاثة زوجا يجد الثالث نفسه منبوذا ويترك ككروموسوم أحادى يتوزع عشوائيا الى أى من القطبين • وعلى هذا يقع عدم الانفصال الثانوى عندما يتزاوج أحد الكروموسومين X مع الكروموسوم Y ويمر الكروموسوم X الباقى الى نفس القطب الذى ينعزل اليه الكروموسوم X الاول بعد انفصاله • وطبقا لفرض بردجز فان الحد الأعلى لعدم الانفصال الثانى لن يزيد على ٥٠٪ . وذلك حتى بفرض

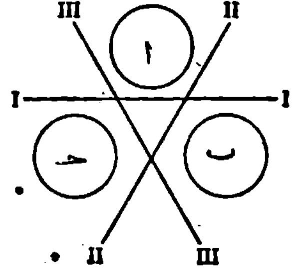
أنه فى جميع الخلايا الأمية البيضية يتزاوج أحد الكروموسومين X مع الكروموسوم Y وبالفعل فان هذه النسبة فى الاناث XXY التى فيها كل من الكروموسومين X متناظر تركيبيا مع الآخر يزيد قليلا على ١٪

غير أن سترتفانت وبيدل (١٩٣٦) وجدا فى اناث معينة بالتركيب XXY كانت أيضا خليطة لانقلابات فى الكروموسوم X ،أن عدم الانفصال الثانوى بلغت قيمته من حيث الارتفاع الى ٦٣٪ ، مما أدى بكوبر (١٩٤٨ أ) الى الاعتقاد بأن هذه الحالة كانت تشمل تكوين وحدة تزاوجية ثلاثية مصحوبة بتوزيع غير عشوائى تفرضه الوحدة الثلاثية ويشبه ما يحدث فى الدروسوفلا ميراندا وحيث آن كلا من ذراعى الكروموسوم Y فى الدروسوفلا ميلانوجاستر يتناظر جزئيا مع الكروموسوم X (نيوهاوس ١٩٣٧) . فان تكوين الوحدة الثلاثية يكون ممكنا وخصوصا اذا عزز وقوع هذا التزاوج عن طريق انقاص مدى التزاوج فى الأجزاء اليوكروماتينية لوجود الانقلابات بها وكانت نتائج تجارب كوبر ، المصممة لاختبار هذه النظرية الفرضية والمبنية على أساس استعمال انقلابات مختلفة فى الكروموسوم X واستعمال كروموسومات Y ذات ذراع واحدة متفقة تماما مع الفكرة بأن ارتفاع معدلات عدم الانفصال الثانوى يمكن تتبعه واسناده الى تكوين الوحدات الثلاثية متبوعة بتوزيعات موجهة وكلما زادت الحالة التركيبية الخليطة (للانقلابات) للكروموسومين X ارتفع معدل عدم الانفصال الثانوى أى يزداد قبول الكروموسوم Y كقرين للتزاوج كلما زاد نقص التزاوج بين الكروموسومين X وكذلك فان معدل عدم الانفصال الثانوى ينقص فى حالة استعمال كروموسوم Y ذى ذراع واحدة حيث لا يهيىء هذا الكروموسوم المبتسر الا منطقة واحدة يمكن أن يتزاوج فيها واحد فقط من الكروموسومين X وكان مما يؤيد هذه الملاحظة التى أبداها سترتفانت (مورجان وسترتفانت ١٩٤٤) بأن الحالة التركيبية الخليطة فى الاوتوسومات تميل الى انقاص عدم الانفصال الثانوى . وهذا متوقع حيث ان الحالة الخليطة فى الاوتوسومات ستسبب زيادة العبور فى الكروموسومين X وعليه تقلل النسبة التى يتزاوج بها الكروموسومان X مع الكروموسوم Y .

انعزال الكروموسوم الرابع فى الدروسوفلا

اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الثلاثية الكروموسوم الرابع قادرة على

الحياة وتكون خصبة . ومن الممكن اختبار الانعزال لهذه الكروموسومات الثلاثة ومعرفة ما اذا كان يحدث بطريقة عشوائية أم لا • فاذا رمزنا لهذه الكروموسومات الثلاثة بالحروف أ ، ب ، ج (شكل ٩ ـ ١٠) وكان التوزيع العشوائي هو الجارى ، فانه يجب ان نجد التوزيعات أ ب /ج ، أج/ب ، بج/أ بأعداد متساوية • وقد وجد أول دليل على حدوث انعزالات تفضيلية لهذه الكروموسومات فى سلالة تحتوى فيها الاناث على كروموسومين عاديين من الرابع بالاضافة الى تكرار يحتوى على سنترومير الكروموسوم الرابع ونهايته المستطرفة مع جزء من الكروموسوم X يتوسط بينهما (سترتفانت ١٩٣٦) ، وقد أزيلت منه جميع المواقع المعروفة فى الكروموسوم الرابع • وقد انعزل الكروموسومان الرابعان الى قطبين متقابلين فى ٩٥٪ من الخلايا ولكن التكرار أظهر تفضيلا محددا للتوزيع مع أحدهما • وعند اختبار توافيق مختلفة من الكروموسوم الرابع (استعمل ٢٦ كروموسوما مختلفا) تبين أنه يمكن ترتيبها فى سلسلة بحيث أن التكرار يظهر تفضيلا يزيد لأى كروموسوم مركزه الترتيبى فى السلسلة أعلى من أى كروموسوم يقع أسفله فى السلسلة • وبعبارة أخرى يسعى أى كروموسوم فى السلسلة الى القطب الاحادى بمعدل أعلى من الكروموسومات التى تعلوه فى السلسلة • فمثلا اذا كان الكروموسوم



شكل ٩ ـ ١٠ : طرز الانعزال الممكنة فى حالة وجود ثلاثة افراد من الكروموسوم الرابع فى الدروسوفلا ميلانوجاستر •

أ أعلى من الكروموسوم ب فى السلسلة دل ذلك على أن التكرار قد انعزل مع أ بمعدل أعلى من انعزاله مع ب • وعلى نقيض ذلك فان الاخير (ب) قد وجد بمعدل أعلى فى القطب الاحادى • وعندما اختبرت اناث ثلاثية للكروموسوم الرابع (استبدل التكرار بكروموسوم رابع سليم) فان الترتيب فىالسلسلة لم يتغير • ومرة أخرى ، اذا رمزنا لهذه الكروموسومات الثلاثة بالحروف أ ، ب ، ج على أن أ فى السلسلة أعلى من ب ، ب أعلى من ج ، وكان انعزال اب/ج أكثر فى المعدل عنأج/ب والأخير أعلى فى المعدل عن بج/أ ، فان أى انحراف معنوى عن ٣ر٣٣٪ لمعدل أية من هذه التوزيعات يدل ، طبعاً ، على وجود سلوك تفضيلى •

ومن العسير وضع تفسير مقنع لهذه الظاهرة • فاذا فرض أن اثنين من الكروموسومات يتزاوجان وأن الثالث ينعزل عشوائيا ، فان الحد الأعلى للمعدل المتوقع هو ٥٠٪ • أى انه تزاوج الكروموسومان أ ، ب دائما ومر الكروموسوم جـ عشوائيا الى أحد القطبين ، فان أجـ ، بجـ يكونان متساويين فى المعدل • الا أن أغلب المعدلات التى حصل عليها سترتفانت كانت اما أعلى كثيرا واما أقل كثيرا عن ٥٠٪ ، وكان المعدل يتوقف على التوفيق المعين المستعمل من الكروموسومات • ولهذا فقد اقترح سترتفانت أن افتراض تكوين وحدة تزاوجية ثلاثية ، ينفصل فيها كروموسومان عن الثالث ، وبما كان تفسيرا أكثر احتمالا فاذا كان الأمر كذلك فان الانعزال التفضيلى لا بد وأن يكون قد سبقه تزاوج تفضيلى أو توجيه تفضيلى على الصفيحة الاستوائية • والواقع فى أن التكرار قد سلك مسلك الكروموسومات العالية فى السلسلة ينبىء بأن أساس السلوك التفضيلى يجب أن يكون مرجعه الى سنترومير الكروموسوم الرابع المعين (أو الكروماتين المجاور له) • وقد بين أن المواقع المعروفة التى فى هذه الكروموسومات ليس لها تأثير على الانعزال • وتدل أيضا دراسات رومان (١٩٤٧ أ ، ب) على السلوك التفضيلى لكروموسومات B فى الذرة ، وكذلك الدراسات المماثلة لكراوس فى السيارا (وسنبحث كلا من هاتين الدراستين فيما بعد) على أهمية المناطق السنتروميرية للانعزال دون تهيئة أى دليل لمعرفة الخاصية الأساسية للمنطقة التى لها دخل فى هذا الامر • غير أن نتائج نوفيتسكى (١٩٥٤) وساندلر وبرافر (١٩٥٤) تنبىء بأن الهتروكروماتين المجاور للسنترومير وليس السنترومير بالذات قد يكون له دور حاسم فى الانعزال •

الانفصال غير العشوائى الناتج عن الشذوذ الكروموسومى

سبق أن ناقشنا تأثير الانقلابات على الأنفصال ويلزم فقط أن نشير الى أن العبور المفرد داخل منطقة الانقلاب يؤدى فى الدروسوفلا الى استبعاد الكروماتيدات العبورية فى البيضات • حيث ان الجسر الناتج من مثل هذا العبور يتجمد عن الحركة بين النواتين الجديدتين المتكونتين ولا تجد أى من الكروماتيدات فرصة للاندماج فى نواة البيضة الا الكروماتيدات التى لم يحدث بها عبور داخل الانقلاب (فيما عدا العبور المزدوج ثنائى أو ثلاثى الخيوط) • وكما أوضح سترتفانت وبيدل (١٩٣٦) وراثيا وأيدهما كارسون (١٩٤٦) سيتولوجيا فى السيارا •

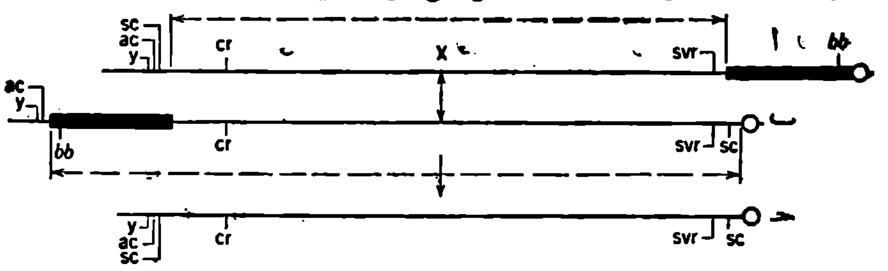
وقد يحدث فقد لجميع الكروماتيدات وتنتج بيضات خالية من الكروموسوم X عند حدوث عبور مزدوج رباعى الخيوط داخل انقلابات الكروموسوم X . غير أن نوفيتسكى (١٩٥٢) قد بين أن هذا يكون صحيحا فقط عندما يكون الكروموسوم X طرفى السنترومير ، أما اذا كان لواحد منهما ذراع اضافية على شكل الذراع القصيرة أو الطويلة للكروموسوم Y فانه بالرغم من أن الكروماتيدات المبتسرة مميتة ، فان عدد البيضات العديمة الكروموسوم X يقل كثيرا ٠ أما اذا كان لكل من الكروموسومين X ذراع اضافية فانه لا تتكون تقريبا بيضات عديمة الكروموسوم X ٠ وقد تأيدت هذه المشاهدات بدراسة للانقلابات فى الذرة تبين منها أن الكروماتيدات المبتسرة الناتجة من جسور الانقلاب المقطوعة تصل الى البوغ الكبير القاعدى (روودز ودمبسى ١٩٥٣) ٠

وهناك نقطة أخرى ذات أهمية فى دراسة سترتفانت وبيدل وهى الحقيقة فى أنه اذا وجد فى سلالة ملتحمة الكروموسومين X انقلاب فى احدى ذراعى هذا الكروموسوم فانه يجب أن نتوقع انتاج كروموسومات حلقية بنسبة ٥٠٪ من مرات حدوث العبور داخل منطقة الانقلات . وذلك طبعا مع افتراض أن الكروموسومات الحلقية غير مميتة ٠ غير أن نسبة الكروموسومات الحلقية الى الملتحمة التى استعيدت كانت أعلى من ٥٠٪ وهى نتيجة تأيدت بدراسة مشابهة أجراها البحاث الروس سيدورف وسكولوف وتروفيموف (١٩٣٥ ، ١٩٣٦) ٠ وهذا يدل على أن هناك تفضيلا فى الاستعادة بين الكروموسومات الحلقية وغير الحلقية ٠

وحديثا توسع نوفيتسكى (١٩٥١) فى بحث موضوع أمثال هذه الحالات للانفصال غير العشوائى مستخدما سلالة ملتحمة الكروموسومين X خليطة لأحد الانقلابات التى تنتج ، فى حالة العبور ، كروموسومات حلقية لا تحوى نقصا لأى منطقة ، وبذلك تحاشى امكان دخول مشكلة عدم حيوية الزيجوت فتعقد الموضوع ٠ وكانت البيانات الناتجة مشابهة لما وجده البحاث السابقون وتدل على زيادة كبيرة جدا فى عدد الكروموسومات الحلقية ونقص فى عدد الكروموسومات الملتحمة ٠ وقد بين نوفيتسكى أيضا أن التفارق فى استعادة هذين الطرازين من الكروموسومات لا يمكن تفسيره بالعبور بين الكروماتيدات الشقيقة أو بالتداخل الكروماتيدى أو باختلاف معدلات طرز العبور المزدوج ، الثنائية والثلاثية والرباعية الخيوط ، وأنه يبدو أن

الكروموسوم الحلقى يكون أكثر بعدا بسبب صغر حجمه عن الصفيحة الاستوائية فى الدور الانفصالى الأول أثناء تقدم كروماتيدتى الكروموسوم X نحو منطقة نواة البيضة العاملة • وفى هذا المكان يكون له فرصة أكبر فى أن ينعزل أثناء الانقسام الثانى الى النواة التى ستصبح نواة البيضة•

ولكى يختبر نوفيتسكى ما اذا كان للكروموسوم الصغير فرصة أكبر فى دخول نواة البيضة العاملة استخدم عددا من انقلابات درعى (sc) يختلف بعضها قليلا عن البعض الآخر من حيث ترتيب الكروماتين وفى حالة اجتماع الانقلابين sc^4 و sc^8 فى نفس الأنثى فان ناتج العبور $sc^4 sc^8$ (شكل ٩ ــ ١١) يكون مقتضبا لمنطقة قصير الأشواك (bb) بالاضافة الى جزء من الهتروكروماتين (مقطع أ لمولر) وبذلك ينتج كروموسوم يصل فى طوله حوالى الثلثين فقط من الطول المادى للكروموسوم X وذلك بالرغم من أنه يماثل تقريبا فى طوله الوراثى الكروموسوم العادى• ولما كان من اليسير التعرف على هذا الكروموسوم باستعمال اجزاء موسومة على نحو مناسب ، فانه يمكن تعيين معدلات الطرز المختلفة التى نحصل عليها فى النسل وبعد تمام ذلك واجراء التصحيحات اللازمة بسبب التوافيق المميتة من الكروموسومات وجد مرة ثانية أن استعادة الكروموسوم الأقل حجما كانت واضحة الزيادة ولما أجرى تلقيح مشابه استخدمت فيه انقلابات درعى من التى تعطى نواتج للعبور متساوية الحجم أحرزت الطرز المتوقعة بنسبة ١ : ١ مما يدل على أن زيادة ناتج العبور sc^8 sc^4 لابد وأن يكون مرتبطا بالنهاية اليسرى لهذا الكروموسوم التى يعوزها الجزء الهتروكروماتينى أو فى بساطة أن الأبعاد المادية تعين ، على نحو غير معروف ، أى الكروموسومات يدخل فى نواة البيضة العاملة •



شكل ٩ ــ ١١ تمثيل تخطيطى للانقلابين SC^4 (أ) و SC^8 (ب) ، ومعهما ناتج العبور SC^4 - SC^8 (جـ) الذى يفتقر الموقع bb وجزء كبير من الهتروكروماتين السنترومیرى (باللون الأسود) وقد مثلت السنترومير بدائرة ومنطقة العبور عند X كما مثل مدى الجزء المنقلب فى كل من الكروموسومين بخط متقطع

ولا يمكننا أن نقول بعد ، اننا نفهم تماما الاسباب التى يرجع اليهـا التفضيل فى استعادة الكروموسومات المعينة التى ناقشناها آنفا . ويمكن أن نقول أقل من ذلك عن العوامل التى تحكم التوزيع الكروموسومى فى الافراد الخليطة للانتقال بالرغم من أن مثل هذا الانفصال التفضيلى معروف من زمن طويل . ففى الأفراد الخليطة للانتقال يمكن أن تعطى حلقة الكروموسومات الأربعة على أساس توزيع كروموسومين لكل قطب عشوائيا ، طرازين غير مكتملين مجموعيا وغير متزنين لكل طراز مكتمل مجموعيا (متزن) . ومع ذلك فاننا نجد ، فى الأجناس مثل الاونوثيرا والداتورا أن خصـوبة حبوب اللقاح مرتفعة تماما بالرغم من أن المركبات الكروموسومية الانتقالية قد يصل العدد الذى تجتويه الى أربعة عشر كروموسوما (كليلند أولكرز ١٩٣٠ ، كليلند ١٩٣٦) . ففى الغالبية العظمى من الحالات تذهب الكروموسومات المتبادلة الترتيب فى الحلقة الى القطبين . ويعتقد ماركارت (١٩٤٨) أن نجاح هذه الطرز فى البقاء يرجع الى أن هذه الكروموسومات اما أن تكون قصيرة ماديا واما أن العبور فى المناطق البينية قد اختزل كثيرا بسبب الاضطراب الذى يحدثه الانتقال أو الهتروكروماتين ، ولذا فان الدور الاستوائى لا يكاد يحل ، فى هذه الأنواع ، الا وقد وصل الانزلاق الطرفى للكيازمات الى درجة كبيرة فلا يبقى الا عدد قليل من الكيازمات البينية وتكون الحلقة أوالسلسلة سهلة الحركة على الصفيحة الاستوائية . وقد بين أمرسون (١٩٣٦) أن هناك مقاطع وسطية فى الانوثيرا لا يقع بها عبور ، ولكن هذه ، بالمنطـوق الوراثى ، قصيرة جدا والتزاوج فيها نادر . أما فى ريو ديسكولور ، وهو جنس وحيد النوع يشبه من حيث الحالة الكروموسومية الاونوثيرا فى أنه يمكن أن تتكون به حلقة من اثنى عشر كروموسوما . ولكن بوار حبوب اللقاح به أعلى فى درجته . ومن المحتمل جدا أن هذه الأنواع التى تتمتع بدرجة عالية من الخصـوبة بالرغـم من حالتهـا الكروموسومية الخليطـة المعقدة تتمتـع بنوع من التوجيه خاضع لتحكم جينى دقيق الى حد ما .

وهذا ما تنبىء به بشدة دراسات روودز (اتصال شخصى) ، فقد أحدث انتقالا بين الكروموسومين الثالث والخامس فى الذرة حيث انفصـم الكروموسوم الثالث عند السنترومير على نحو يعطى كل ذراع سنتروميرا عاملا واتصل جزء من الكروموسوم الخامس باحدى ذراعى الكروموسوم الثالث (أعطى الرمز ٥٣) . أما الذراع الأخرى فاتصلت بها قطعة أخرى غير معروف مصدرها (أعطى الرمز ٣س) . ونتيجة لذلك فان نباتا يحتوى على

الكروموسوم الثالث العادى مع كسرتى الكروموسوم الثالث (السالفتى الذكر) يتكون به ، فى حالة التزاوج التام ، تشكيل ثلاثى الكروموسومات ٠ ويعطى هذا المركب الانتقالى فى احدى سلالات الذرة درجة عالية من بوار حبوب اللقاح حيث ان الكروموسومين ٣ي و ٣س يذهبان الى قطبين مختلفين بينما يسلك الكروموسوم الثالث العادى فى توزيعه طريقة عشوائية الى حد ما ٠ غير أنه فى سلالة أخرى يجرى الانفصال فى الوحدة الثلاثية فى ٩٥٪ من الخلايا الامية لحبوب اللقاح بحيث يذهب الكروموسوم الثالث العادى الى أحد القطبين وتذهب الكسرتان الأخريان للكروموسوم الى القطب المقابل وينتج عن ذلك ارتفاع درجة خصوبة حبوب اللقاح ٠ ففى هذه الحالة يعرف أن التوزيع خاضع لسيطرة وراثية ٠

ولقد بذلت محاولات فى كل من الدروسوفلا والذرة لتعيين أسباب الانفصال غير العشوائى فى الأفراد الخليطة للانتقال ٠ ففى الدروسوفلا عرف مبكرا ، دوبزانسكى (١٩٣٣) وجلاس (١٩٣٥) ، أن الانعزال التفضيلى للكروموسومات فى حلقة رباعية يميل الى استعادة الطرز ذات الاكتمال المجموعى عن طريق التوزيع المتبادل للكروموسومات وأن هذا الموضوع خاص بالانعزال وليس خاصا بتباين الحيوية بين الطرز المكتملة مجموعيا وبين الطرز غير المكتملة مجموعيا ٠ وانتهى دوبزانسكى الى الاعتقاد بأن الظروف التى تهيمن على الانعزال ترتبط بعملية التلاصق والتزاوج ٠ بينما افترض جلاس أن محور الانفصال الذى يقرره ، الى حد معين ، تساوى أو عدم تساوى طول الأذرع الكروموسومية ، هو العامل المؤثر ٠ وتنبىء دراسات براون (١٩٤٠) وبيبكين (١٩٤٠) التى تلت ، بأن الانفصال فى الأنثى على الأقل يتحدد بوجود الكيازمات ٠ ودرست انتقالات بين كل من الكروموسومين ٣ و ٤ والكروموسومين ٢ و ٣ ٠ وبالرغم من أن هذه الانتقالات طرز مختلفة جدا ، فان الانفصالات المؤدية الى الاكتمال المجموعى قد ساعده تكوين ووجود الكيازمات ٠

وقد سمحت دراسة برنهام (١٩٤٩) للعبور فى المناطق البينية فى به بتعريف جميع طرز الانفصال سواء كانت متبادلة أو متجاورة بسبب انتقالات الذرة التي تشمل الكروموسوم السادس والمنظم النويى الموجود الحالة النوية فى الرباعيات البوغية ٠ وخرج برنهام باستخلاص مماثل لما استنتجه براون وبيبكين من أن تساوى أو عدم تساوى المحاور فى المركبات

الانتقالية ليس له تأثير على الانفصال ، بل ان العبور المنخفض يسمح فى الحلقات الرباعية بالانفصال المتبادل بنسبة ٥٠٪ وأن العبور المرتفع يمنع تقريبا التوزيع متجاور ـ ٢ فى الحلقات الرباعية • أما فى السلاسل الرباعية فان الانفصال متجاور ـ ٢ يكون قليلا أو منعدما بغض النظر عن درجة العبور• غير أن خصوبة حبوب اللقاح لم تنخفض فى أى من الانتقالات العديدة التى درست عن ٥٠٪ والظاهر أنه فى الذرة أيا كان النظام القائم للانفصال الموجه فانه فى صف التوزيع المتبادل للكروموسومات

وتلقى الدراسات التى أجراها هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ أ) ، وأسترجرن (١٩٥١) بعض الضوء على الكيفية التى تتحرك بها سلسلة أو حلقةمكونة من أكثر من كروموسومين على المغزل لكى تحقق تشكيلات وتسمح بالانفصال المتبادل حتى تعطى جاميطات مكتملة مجموعيا . ففى الفاسميد تؤلف الكروموسومات الثلاثة $X_1 - X_2 - Y$ سلسلة ثلاثية وخلال التوجيه الذى يجري فى مرحلة قبيل الدور الاستوائى (والذى يشمل الامتطاط السابق للدور الاستوائى) قد يأخذ توجيه السنتروميرات بالنسبة للقطبين أوضاعا مختلفة • فاذا كان توجيه الكروموسومين X الى أحد الاقطاب والكروموسوم Y الى القطب الآخر فان هذا الترتيب يستمر الى أن تتم تحركات الدور الانفصالي الانعزال الصحيح غير أنه قد يحدث أن يتجه مبدئيا أحد الكروموسومين X مع الكروموسوم Y الى أحد القطبين ويتجه الكروموسوم X الثانى الى القطب الآخر أو قد يتوجه كل من الكروموسومين X الى قطب مخالف بينما يتعلق الكروموسوم Y بينهما • وعلى أية حال فانه تجرى اعادة للتوجيه على المغزل فتغير سنترومير أو أكثر مراكزها حتى يتم توجيه الكروموسومين X الى نفس القطب والكروموسوم Y الى القطب الآخر وقبل اعادة التوجيه توجد ألياف مغزلية نصفية • ولكن يبدو أن هذه يجب أن تنحل ثم تتكون من جديد فى حالة حدوث تغيير فى مراكز السنتروميرات

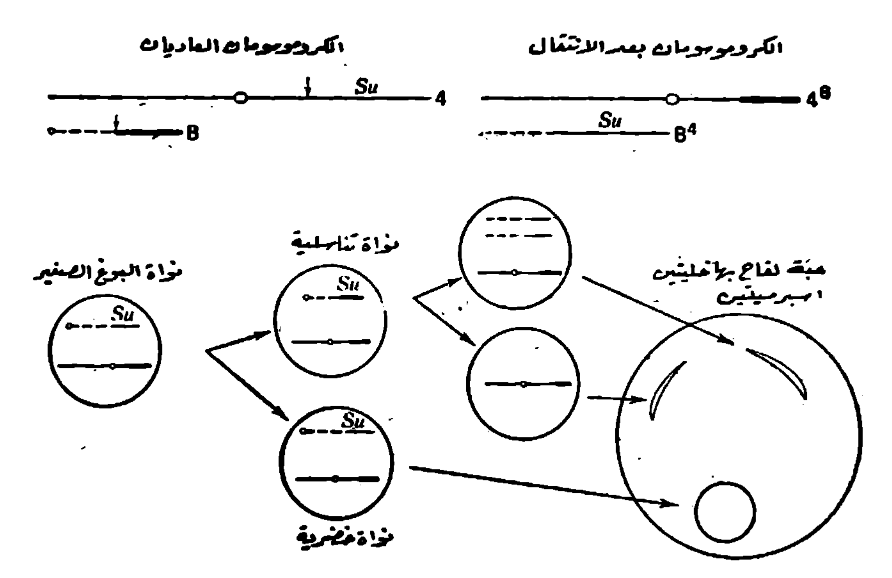
ومن الواضح اذا أن الكروموسومات لا تثبت فى الحال فى مواضعها بمجرد حلولها فى نطاق تأثير المغزل بل أنها تستطيع أن تحدد مراكزها الى أوضاع سابق تقريرها ويجب أن نفترض أنها تخضع للسيطرة الوراثية كما أنه لابد أن يكون للاقتصاد فى المكان على المغزل دور فى ذلك أيضا ، فمع وجود جسم معين مثل حلقة من أربعة كروموسومات أو أكثر نجد أن

الترتيب المتموج الذى يمهد للانفصال المتبادل ربما يكون أكثرها كفاءة فى توفير المكان • ويعتقد استرجرن أن هذا يتحقق عن طريق اعادة توجيه الوحدات التزاوجية المتعددة الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية والذى يتضمن أولا توجيه الجانب الفعال من السنترومبرات الى الأقطاب ثم تفاعل متبادل بين السنتروميرات المتجاورة بحيث تتجه الى قطبين مختلفين وكذلك جذب فعال للسنتروميرات من القطبين • وتبدأ عملية توجيه حلقـــة من الكروموسومات بأن يستجيب أحد الكروموسومات لفعل الشد ، وبهــذه الحركة تبدأ سلسلة من الأحداث تؤدى الى التوجيه المتواصل لباقى أفـراد الحلقة • ولا شك فى أن مرونة الحلقة تقوى الفرض للتوزيع الصحيح • ونتيجة لذلك نجد أن الكائنات التى بها درجـة عالية من التــوزيع المتبادل تشمل قليلا من الكيازمات البينية أو لا توجد بها • وقد بحث استرجرن (١٩٤٩ آ) القوى اللازمة لاحداث هذه التحركات ولكن لا يمكن للآن اعتبارها أكثر من مجرد تخيلات •

الانعزال التفضيلى فى الذرة والشيلم :

سبق أن ذكر أن التوزيع التفضيلى يحدث مع كروموسومات الطراز B فى الذرة • وكما بين رومان (١٩٤٧ أ) يقع عدم انفصال كروماتيـــدتى الكروموسوم B فى الانقسام الثانى للبوغ الصغير مما ينتج عنه أن تكون احدى الخليتين الاسبرميتين الناتجتين خاليـة من الكروموسومات B والثانية تحتوى على اثنتين منها • وقد نشأ الشك فى حدوث ذلك بعد أن تبين أن النباتات التى تحتوى على كروموسوم واحد فقط من الكروموسومات B يمكنها أن تعطى أفرادا فى النسل لا تحتوى على أى منها أو تحتوى عـــلى كروموسومين • كما أن النباتات التى تحتوى على كروموسومين منها كثيرا ما تعطى فى النسل أفرادا تحتوى على أكثر من كروموسومين منها •

وقد عزا رومان السبب فى حدوث التوزيع التفضيلى الى السنترومير (أو المنطقة الهتروكروماتينية المجاورة له) للكروموسوم B • وقد أمكــن الحصول على انتقال بين الكروموسوم B والكروموسوم الرابع من المجموعة A وكانت القطعة المنقولة من الكروموسوم الرابع الى الكروموسوم B تحمل الاليل السائد Su (نشوى) وبذلك يكون النبات الاصيل للانتقال نقل (B - 4a) بالتركيب المبين فى شكل ٩ ـ ١٢ • وأجريت التلقيحات مع



شكل ٩ – ١٢ : (أعلى) التركيب الكروموسومى لنبات الذرة نقل (B - 4a) مبينا الكروموسوم الرابع العادى والكروموسوم B وكذلك طرازا الانتقال B_4 و B_4 (أسفل) عدم انفصال كروماتيدتى الكروموسوم B^4 أثناء الانقسام الثانى للبوغ الصغير ليعطى نواتين اسبرميتين مختلفتى التركيب الكروموسومى · والكروموسوم B^4 مسوم بالجين su (نشوى) وبذلك يمكن اكتشاف وجوده أو غيابه من مظهر الاندوسبرم ·

السلالة المتنحية الأصيلة su su (سكرى) وفى حالة استعمال السلالة نقل (B - 4a)) كأم ، كانت جميع الحبوب بالتركيب Su su أو نشوية خليطة ، ولم يحدث عدم انفصال في الكيس الجنينى · غير أنه فى حالة استعمالها كأب كانت نصف الحبوب أو أكثر سكرية وهذا يدل على نقص الكروموسوم B^4 الذى يحمل الاليل Su نشـوى · وعلى أسـاس أن الخليتين الاسبرميتين متساويتا الفرصة فى اخصاب أية من البيضة أو نواة الاندوسبرم الاندماجية نتوقع أن كل حبة سكرية تحمل جنينا يجب أن يشمل تركيبه الكروموسومى الكروموسوم الرابع الطبيعى والكروموسوم ذا الانتقال B_4 وكروموسومين B^4 · وقد أعطى أربعة وعشرون نباتا زرعت من الحبوب السكرية هذا التركيب كما لم يترك الفحص المجهرى (الميكروسكوبى) أى شك فى أن الكروموسومات الزائدة كانت من الطراز B^4 وكذلك أعطى سبعة وعشرون نباتـا زرعت من الحبوب غـير السكرية ، أربعة وعشرين نباتـا ينقصهـا الكروموسوم B^4 ولكنها تحمل الكروموسوم الرابع الطبيعى والكروموسوم الرابـع ذا الانتقـال B_4 · أما النبـاتات الثلاثة الباقيـة فكانت خليطـة

للانتقال نتجت من انفصال طبيعى • ويدل أيضا الواقع فى أن أكثر من نصف الحبوب كانت سكرية على أن الاسبرم الذى يحمل كروموسومى B أكثر حظا فى الاتحاد مع نواة البيضة عنه مع نواة الاندوسبرم (رومان ١٩٤٧ أ) ولا يعرف السبب فى هذا الاخصاب التفضيلى •

ويبدو أن السبب فى عدم انفصال الكروموسوم B فى الذرة أثناء الانقسام الثانى فى البوغ الصغير يكمن فى السنترومير أو المناطق المجاورة له ويدل على ذلك بيانات رومان وكذلك من بيانات سابقة من دراسة كسرات كروموسومية مستمدة من الطراز B (رأندوتف ١٩٤١ أ) • فالكسرة F التى تتكون من سنترومير من طراز B وقدر قليل جدا من الكروماتين المتصل بها ، تسلك نفس السلوك مما يشير الى أن سنترومير الطراز B مسئول عن هذه العملية الشاذة • ويقترح رومان أن موضع السنترومير ربما يكون له شأن فى عدم قدرة الكروموسوم B على الانفصال الطبيعى ، حيث ان هذا السنترومير طرفى أو هو كذلك تقريبا فى حين أن سنتروميرات كروموسومات المجموعة A بينية الموضع • ولكن فى حالة نشوء كروموسوم طرفى السنترومير من أحد كروموسومات المجموعة A كما حدث مع رودز (١٩٤٠) فى الكروموسوم الخامس ، فان الكروموسوم الناشىء المكون من الذراع القصيرة ، كان له القدرة على اعطاء كروموسومات صنوية الذراعين وكان معدل حدوثه من الجانب الذكرى أعلى منه فى الجانب الأنثى • وبينت الاختبارات الوراثية أن تكوين كروموسوم صنوى الذراعين من الكروموسوم المفرد الطرفى السنترومير عملية تالية للانقسام الميوزى حيث تذهب الذراعان الى نفس النواة مع عدم انفصالهما • وليس هناك شك فى أن هذه الحالة تختلف عن حالة عدم الانفصال فى كروموسومات B فى النتيجة النهائية ولكنها تنبىء بأن المسلك الشاذ للسنترومير الطرفى هو المسئول عن الحالتين ولا يعرف ما اذا كانت هذه خاصية ذاتية للسنترومير أو للهتروكروماتين المجاور له (أنظر ما يلى) والأمر ينتظر التحديد •

والموقف فى الشيلم كما وصفه مونتسينج (١٩٤٦ ب) يختلف من حيث ميكانيكية العملية •فقد وجد فى هذا النبات ثلاثة طرز من الكسر الكروموسومية : (١) كسرة قياسية ذات ذراع طويلة وأخرى قصيرة • (٢) كروموسوم صنوى مستمد من الذراع الطويلة ؛ (٣) كروموسوم صنوى مستمد من الذراع القصيرة • وفى باكورة الدور الانفصالى لأول انقسام

يتلو الانقسام الميوزى تتلكأ الكسرة القياسية بين مجموعتى كروموسومات الدور الانفصالى ولها مظهر الوحدة التزاوجية الثنائية وبها كيازمتان بالقرب من السنترومير ويتنافر السنتروميران ليبتعد كل منهما عن الآخر ولكن يعوق انفصال الكروماتيدات كتلة من الهتروكروماتين فى الذراع الطويلة ومع ذلك تبقى الذراعان القصيرتان متصلتين الواحدة منهما بالأخرى . وعند امتداد المغزل تمر الكروماتيدتان غير المنفصلتين الى الخلية التناسلية فى الغالبية العظمى من الخلايا . ويسلك الكروموسوم الصنوى الكبير مسلكا مماثلا فيما عدا أنه توجد الآن كتلتان من الهتروكروماتين ، واحدة على كل من جانبى السنترومير ، ومن الواضح أنهما تعوقان الانفصال . ثم يمر مثل الكسرة القياسية الى الخلية التناسلية . أما الكروموسوم الصنوى الصغير فيجرى انفصال كروماتيدتيه بانتظام مما يشير الى عدم وجود مقطع كروماتينى يعوق حركة الانفصال .

ولا نستطيع فى الوقت الحاضر غير التكهن بما يمكن أن تكون عليه ميكانيكية هذه العملية . فعلى فرض أن الجزء من الكروموسوم الذى يعوق الانفصال هو من الهتروكروماتين فمن الممكن أن ينشأ الفشل فى الانقسام اما عن لزوجة موضعية فى الكروماتين تقاوم الدفع الانفصالى للسنترومبرات واما من انشطار طولى خاطىء للكروموسوم الى كروماتيدات فى هذه المنطقة . وعلى أية حال فلدينا ، فى الشيلم كما فى الذرة ، أمثلة عن كروموسومات تنحو طبيعيا فى كل الانقسامات الميوزية والميتوزية ، فيماعدا انقسام واحد ، وأمكن اكتشاف الشذوذ بسبب وجوده فى الخلايا التناسلية والامر يستوجب أن نفرض أن بعض الظروف البيئية أو الفسيولوجية فى الخلية أثناء الانقسام المعين للبوغ الصغير هى التى تهيىء الكسرات الكروموسومية لأن تنحو منحى يختلف عن سلوك الكروموسومات العادية للمجموعة ويقتصر السلوك الشاذ فى الذرة على ناحية الذكر ، وفى الشيلم يبدو أن هناك أيضا قليلا من عدم الانفصال للكسرة فى البويضات ، ولكن لم يحدد بجلاء الانقسام المعين الذى تقع فيه الظاهرة .

وكان من النتائج الجانبية لهذا البحث ادراك أن الانعزال التفضيلى للكروموسومات B قد هيأ ، عن طريق الانتقال مع كروموسومات المجموعة A ، وسيلة ممتازة لتعيين مجموعات الارتباط . ويستدعى الأمر لتنفيذ هذه الطريقة فى تعيين الارتباط توفير عشرين مركبا انتقاليا مختلفا (يجب

الحصول على انتقال لكل ذراع فى كروموسومات A العشر الى كروموسوم B)
وقد توافر بالفعل الحصول على عدد من هذه الانتقالات لاجراء الدراسات
الوراثية (رودز ١٩٥٥) • فيستخدم النبات الذى يحمل الجين المتنحى
المراد تعيين مكانه ـ كالأب الحامل للبذرة وتجلب حبوب اللقاح من نبات
يحمل الانتقال (A - B) مع وجود الاليل السائد فى الكروموسوم (A - B)
والمستمد سنتروميره من الكروموسوم B • وسيعرض أفراد النسل التى ينقصها
الكروموسوم B مع جزئه المستمد من كروموسوم A الصفة المتنحية
اذا كان موقع الجين مستطرفا بالنسبة لمكان الانفصام فى الكروموسوم A •
ويهيىء استخدام su فى تلقيح الانتقال (نقل B - 4a) الذى وصفناه
آنفا مثلا موضحا للطريقة التى يحدد بها مواقع الجينات المتنحية •

وللكروموسوم العاشر فى الذرة أهمية كبيرة أيضا بسبب تأثيره
على الانعزال التفضيلى (رودز ١٩٤٢ ، ١٩٥٢) • وتعرف صورتان من
الكروموسوم العاشر : الطراز الشائع وجوده والذى يسلك سلوكا طبيعيا
من جميع الوجوه ، وطراز آخر شاذ يمكن تمييزه مورفولوجيا عن الكروموسوم
العاشر العادى بوجود عقدة هتروكروماتينية كبيرة عند نهاية الذراع الطويلة
بالاضافة الى طابع كروموميرى مميز فى جوار العقدة • وعند دراسة أى من
هذين الكروموسومين وهو فى الحالة الاصيلة كان الانعزال طبيعيا جدا •
وكانت أى جينات على هذا الكروموسوم تعطى نسبا مندلية تماما • أما فى
النباتات الخليطة للكروموسوم العاشر الشاذ أى الذى يحتوى على كروموسوم
عاشر عادى وآخر شاذ ، فكانت تعطى نسبا مختلة ، وقد وجد أن ٧٠٪
من الأبواغ الكبيرة تحوى الكروموسوم الشاذ • ولا يرتبط هذا الحيود عن
العشوائية بأى جين معين موجود على الكروموسوم ، ولكنه مرتبط تماما
بالجزء الذى يحتوى العقدة • وكان الانعزال التفضيلى يحدث أيضا لأية جينات
مرتبطة مع العقدة • ولما كان العبور يقع بين هذين الكروموسومين فان توزيع
الجينات التى يحملها الكروموسوم العاشر العادى كان يتأثر بما يتناسب مع
مقدار العبور الذى يحدث بين الجين المعين والعقدة •

وفى الذرة ، يتحول البوغ الكبير القاعدى فى الرباعى البوغى الى الكيس
الجنينى العامل • ولهذا فان الكروموسوم العاشر الشاذ لابد وأن يكون توزيعه
الى البوغ الكبير القاعدى بمعدل مرتفع نسبيا • ولما كان الطول الوراثى
للذراع الطويلة من الكروموسوم العاشر يبلغ حدا يسمح بتكوين تبادل واحد

على الأقل بانتظام فى هذه الذراع ، فهذا يعنى أن كلا من الكروموسومين العاشرين عند انعزالهما فى الدور الانفصالى الأول ، يكون محتويا على كروماتيدة ذات عقدة وأخرى خالية منها • والمفروض اذا أن الانعزال التفضيلى يحدث فى الدور الانفصالى الثانى وأن كروماتيدة الكروموسوم العاشر الشاذ تمر الى القطب السفلى حتى تشملها نواة البوغ الكبير القاعدى •

وقد أمكن ، عن طريق شذوذ خاص آخر يحدثه الكروموسوم العاشر الشاذ ، الحصول على دليل ينبىء عن السبب فى هذا الحيود عن الانعزال العشوائى • فكما أشرنا فى الباب الخامس ، يتسبب هذا الكروموسوم أيضا فى ظهور سنتروميرات ظاهرية مستحدثة أى أن مناطق من الكروموسومات تأخذ ، على الأقل جزئيا ، وظيفة السنترومير المحددة العادية • وقد بين رودز (١٩٥٢) أن الحركة الانفصالية لهذه السنتروميرات الظاهرية المستحدثة تحل مبكرة وتسبق حركة السنترومير العادية ، وأنه فى الدور الانفصالى الثانى وكذلك فى الأول تمر كروماتيدة الكروموسوم العاشر الشاذ بسنتروميرها الظاهرى بسرعة الى القطب الأقرب لها • وقد تحدث هذه الحركة قبل أن تنفصل باقى الكروموسومات طبيعيا فى الدور الانفصالى • فاذا كان الامر كذلك فان الكروماتيدة العادية تمر الى القطب المخالف عندما يبدأ سنتروميرها فى أداء وظيفته • فاذا حدثت هذه الحركة السابقة لأوانها للسنترومير الظاهرى فى الكروموسوم العاشر الشاذ فى الدور الانفصالى الاول واحتفظت الكروماتيدات لتوجيهها حتى الانقسام التالى فان السنترومير الظاهرى للكروموسوم العاشر الشاذ سيكون ، طبقا لذلك أقرب الى القطب القاعدى (أو العلوى أيضا) • ونتيجة لذلك يكون فى مركز يسمح بأن يبدأ حركته قبل أوانها فى الدور الانفصالى الثانى الى القطب القاعدى • وفى حالة عدم حدوث عبور أو حدوث عبور مزدوج ثنائى الخيوط فى الأذرع الطويلة للوحدة الثنائية الخليطة فان انعزال الكروموسوم ذى العقدة من قرينه الخالى منها يقع فى الانقسام الأول وبذلك لا يكون هناك فرصة للانعزال التفضيلى فى الانقسام الثانى •

والى جانب انعزاله التفضيلى لذاته ، فان الكروموسوم العاشر الشاذ يحدث أيضا انعزالا غير عشوائى للكروموسومات الأخرى التى تحتوى على عقد (لونجلى ١٩٤٥) • ففى النباتات الاصيلة للكروموسوم العاشر

العادى لا تتأثر الكروموسومات ذات العقد فى توزيعها ولكن اذا وجد الكروموسوم العاشر الشاذ فى الحالة الخليطة فان جميع الكروموسومات ذات العقد يتأثر توزيعها ٠ وفرضا وبنفس النظام (الميكانيكيات) الذى يتأثر به الكروموسوم العاشر الشاذ نفسه فانه يتوزع تفضيليا ٠ أى ان الكروموسوم العاشر الشاذ يتسبب فى تنشيط العقد الموجودة فى الكروموسومات الاخرى لتصبح سنتروميرات ظاهرية مستحدثة حركاتها الانفصالية فى الانقسام الميوزى سابقة لأوانها ٠ وعند تصميم اختبارات وراثية بغرض تتبع توزيع الكروموسومات ذات العقد ، فان الجينات الاكثر قربا للعقد يظهر بها أكبر اختلال فى النسب المندلية ٠ وهكذا نجد فى الكروموسوم التاسع وبه عقدة فى الذراع القصيرة وأيضا الجينات ملون C وممتلىء Sh ونشوى Wx والأخير أقربها الى السنترومير والأول أقربها الى العقدة المستطرفة وأعطى الموقع C أعظم درجة من الانعزال التفضيلى بينما كان الجين Wx أقلها اختلالا ٠

وانه ليبدو من دراسة رودز أن التأثير المحدد فى الانعزال التفضيلى للكروموسوم العاشر الشاذ يسرى بادىء ذى بدء من السنترومير المحدد لهذا الكروموسوم وليس من خاصية ذاتية معينة تقبع فى العقدة نفسها ٠ ويشير الى ذلك مالوحظ من أن كسرة كروموسومية بها عقدة وليس بها سنترومير لم يستحدث بها سنترومير ظاهرى فى وجود الكروموسوم العاشر الشاذ ٠ فالأمر يبدو كما لو كانت هناك مادة معينة يمكن لها أن تنقل الخواص السنتروميرية ٠ فتسرى هذه المادة من السنترومير على طول الذراع الى العقدة حيث تستقر وتركز نفسها فى كميات تكفى لاضفاء وظيفة السنترومير الظاهرى على العقدة ٠

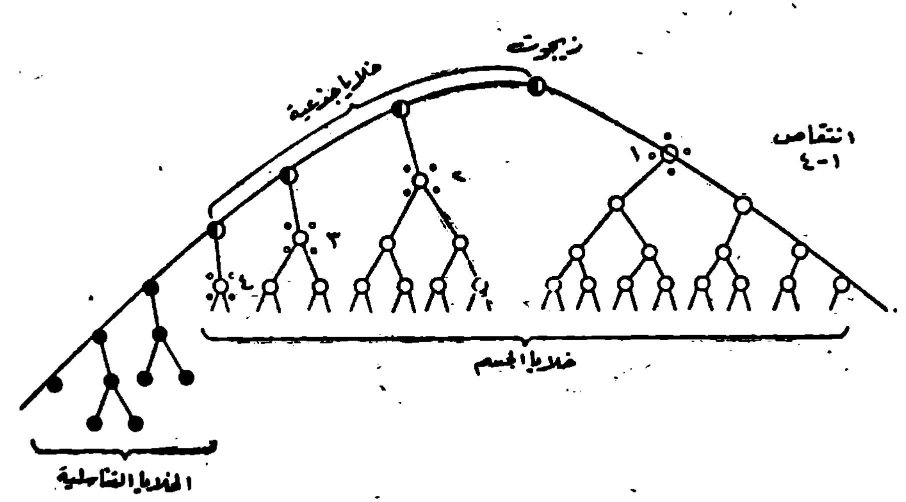
انتقاص حجم الكروموسومات واستبعادها

يذكر عادة عند تقديم الحقائق الأولية لعلمى الخلية والوراثة أن التراكيب الكروموسومية للخلايا التناسلية وللخلايا الجسمية متساوية ٠ وهذا بوجه خاص صحيح فى النبات حيث ان الخلايا المرستيمية التى ينشأ منها ، فى أية مرحلة من دورة الحياة ، أعضاء خضرية يمكن أن تعطى فى مرحلة أخرى بعد ذلك أنسجة بوغية يجرى بها الانقسام الميوزى ٠ والحقيقة المعروفة ، بانه

يمكن تكوين أسباط صنوية فى النبات عن طريق التكاثر الخضرى ، لهى برهان عملى لهذا الغرض الذى تنطوى عليه • غير أنه ، فى كثير من الحيوانات يتم ارساء النسيلة الخلوية التناسلية فى دور مبكر جدا من التكوين الجنينى للفرد • وعلى الرغم من أن الأمر لا يستلزم فصل هذه الخلايا عن خلايا الجسم بالمفهوم الفسيولوجى فانه يمكن بالمفهوم الوراثى اعتبارها كذلك • وقد أصبح من الجلى تماما الآن أنه يمكن للخلايا الجسمية ، فى كثير من الأنواع أن يجرى بها تغيرات سيتولوجية من أنواع مختلفة ـ البعض عشوائى والبعض خاص بأعضاء مختلفة ـ بينما تحتفظ الخلايا التناسلية أو بواديها بالتركيب الكروموسومى الأصلى • وهذا ، من وجهة النظر التطورية ، شرط ضرورى حيث ان استمرار ثبات الأنواع يتوقف على استمرار ثبات سلوك الخلايا فى النسيلة التناسلية •

ومن ناحية أخرى ، تمثل الخلايا الجسمية فى الحيوان طريقا مسدودا لا يؤدى الى شيء وتفقده العشيرة بموت الفرد . ولا تؤثر التغيرات التى تجرى فيه الا على ذلك الفرد • ومع هذا فان التغيرات الجسمية فى التركيب الكروموسومى يجب أن تكون منتظمة الى حد معقول وألا تكون قاسية الى درجة تحدث اخلالا بالتوازن الوراثى فى الخلايا التى تقع فيها هذه التغيرات ، وذلك فيما عدا التغيرات ذات الطبيعة الطارئة • ولذلك فانه ليس من المدهش أن تجد التغيرات الجسمية فى العدد والشكل الكروموسومى من مميزات الأنسجة المختلفة التى تتضمنها ، كما تعرض نوعية تتميز بها الأنواع • وقد كان بوفرى أول من أبرز أن التركيب الكروموسومى فى الخلايا الجسمية وفى النسيلة الخلوية التناسلية ليس واحدا فى الاسكارس ميجالوسفلا • ومن هذا الوقت وجد أن هذا منتظم الوقوع فى عدد من الانواع وبصفة خاصة فى مجموعات معينة من الحشرات • غير أن التغيرات ليست بمقصورة على الخلايا الجسمية فانه يعرف بوقوع تغيرات لا تقل عنها درجة فى النسيلة الخلوية التناسلية بل قد يصل التغير فى بعضها الى حد يكاد يخرجها عن المألوف •

ومن الممكن ، فى الاسكارس ، تتبع التكوين المنفصل للنسيلة الخلوية التناسلية فى دقة • فعند مرحلة الخليتين للجنين يمكن تمييز الخلية الجذعية ، التى ستعطى النسيلة الخلوية التناسلية ، من البلاستوميرة زميلتها التى ستنقسم لتعطى خلايا جسمية فقط • فالانقسام الأول للزيجوت انقسام



شكل ٩ ـ ١٣ : بيان تخطيطى لعملية الانتقاص الكروموسومى كما تقع أثناء الانقسامات التفلجية الأولى فى الأسكارس ٠

عادى (شكل ٩ ـ ١٣) حيث يمكن بوضوح رؤية الكروموسومين الطويلين وأطرافهما الصولجانية الشكل ٠ وعند الدور الاستوائى يتصل الجزء الوسطى من كل كروموسوم بالمغزل بينما تتأرجح الأطراف فى حرية فى السيتوبلازم ٠ وفى الانقسام الثانى تسلك كل من الخليتين منحى مختلفا عن الأخرى ٠ فالخلية البادية للخلايا الجسمية تصل الى الدور الاستوائى بطريقة عادية ، ولكن ، فى الدور الانفصالى ، يفقد الكروموسومان أطرافهما الثقيلة بينما يتفتت الجزء ألوسطى الى عدد من الكروموسومات الصغيرة ٠ وتكون الخلايا الناتجة أصغر حجما من الخلية الجذعية وتكون نوياتها أصغر حجما وأقل اصطباغا ٠ وذلك نتيجة للانتقاص الكروماتينى الذى حدث ٠ وفى جميع الانقسامات التى تتلو ذلك تعرض هذه الخلايا على الصفيحة الاستوائية الكروموسومات الصغيرة العديدة ويسلك كل منها بعدئذ ككروموسوم مستقل تماما يملك كل منها سنتروميره الخاص ٠

أما الخلية الجذعية ، فتنقسم طبيعيا فى الانقسام الثانى ٠ غير أن الخليتين الشقيقتين الناتجتين تختلف طاقات كل منهما فتبقى واحدة منهما كخلية جذعية ٠ أما الثانية فتسلك كالخلية الجسمية الأخرى فى أنه يجرى بها الانتقاص الكروماتينى والتفتت الكروموسومى وتستمر هذه العملية حتى

الانقسام التفلجى الخامس الى أن يصل الجنين الى مرحلة الست عشرة خلية • وعند هذه المرحلة تغوص الخلية الجذعية فى داخل كتلة الخلايا حيث تصبح الخلية الانشائية التناسلية الاولى • وهنا تتكاثر بانقسامات ميتوزية عادية لتنشأ منها خلايا الغدة التناسلية • وتضمن هذه العملية أن النسيلة الخلوية التناسلية هى وحدها التى تحصل على الكتلة الكروماتينية الكاملة التى كانت فى الزيجوت المخصب •

ولا تزال أهمية ومعنى عملية الانتقاص غامضين • ولكن يبدو بكل وضوح أن الأطراف التى انتقصت من الكروموسومات هى الهتروكروماتين • فوجود هذا الهتروكروماتين ليس ضروريا لتكوين الخلايا الجسمية ،ويبدو معقولا أن نفترض أنه ضرورى لتكوين الخلايا التناسلية حتى بالرغم من عدم امكان اسناد أية وظيفة ايجابية له • ويظل العدد الكروموسومى فى الخلايا التناسلية اثنين (اثنان فى صنف يونيفلنز وأربعة فى صنف بيفلنز) • وهناك بعض الشك حول العدد المضبوط للكروموسومات الصغيرة • وقد ورد أنها من ٥٢ ـ ٧٢ فى يونيفلنز ومن ٦٢ ـ ١٤٤ فى بيفلنز • كما أنه لا يوجد ما يؤكد أن العدد واحد فى كل من الجنسين • ولما كان من المؤكد أن كلا منها له سنتروميره الخاص ، فمن المؤكد تماما أن الكروموسومات الكبيرة فى النسيلة الخلوية التناسلية متعددة السنتروميرات • ونفس هذا الطراز من الانتقاص الكروماتينى يحدث فى نوع آخر من الاسكاريدى ولكن يظهر أنه غير موجود فى عائلات النيماتودا الأخرى •

ومن المعتقد أن الانتقاص يحدث أيضا فى الخنفساء ديستيكاس وفى بعض حشرات العائلة الحرشفية الأجنحة • الا أن الانتقاص الكروماتينى فى هذه الكائنات يقع فى مراحل متأخرة من التكوين (ويلسون ١٩٢٥) • ففى الديستيكابس يظهر أنه يحدث فى الغدة التناسلية حيث لا تعطى الانقسامات الأربعة الأخيرة فى النسيلة التناسلية الا خلية أمية بيضية أولية واحدة مع خمس عشرة خلية مغذية (حاضنة) • وتحتفظ الخلية الأمية البيضية فقط بالكروماتين الكامل • ولا يقع الانتقاص فى العائلة الحرشفية الأجنحة حتى انقسامات نضج البيضة • ولا يزال الأمر محتاجا الى بيان ما اذا كان الانتقاص فيها يشبه فقد الهتروكروماتين فى الاسكارس أو لا • وهناك الاحتمال بأنها قد تتضمن فقد كروموسومات معينة ، كما هى الحال فى الوردالكلابى والسيارا وبعوض الأورام وليس فقدا لنهايات الكروموسومات •

ورد الكانينا ، روزاكانينا ، وأقاربه أنواع خماسية المجموعة هجينية الاصل ، والعدد الكروموسومى فى الخلايا الجسمية هو ٣٥ (العدد الأساسى للجنس روزا هو ٧) • وفى كلتا عمليتى تكوين الأبواغ الصغيرة والأبواغ الكبيرة نجد سبعة أزواج من الكروموسومات النظيرة على هيئة وحدات تزاوجية ثنائية مع ٢١ كروموسوما مفردا ترتب نفسها على الصفيحة الاستوائية أثناء الانقسام الميوزى (تاكهولم ١٩٢٢ ، جوستافسون ١٩٤٤) • ويجرى الانفصال بانتظام فى الوحدات الثنائية السبع التى تكون كيازمات والتى يفرض حدوث العبور بها ، لتعطى كل حبة لقاح وكل كيس جنينى مجموعة كاملة من سبعة كروموسومات ، أما الواحد والعشرون كروموسوما مفردا فتنحو مسلكا مخالفا تماما ويتوقف ذلك على طراز الخلية • ففى الخلايا الامية للابواغ الصغيرة تنفصل أولا كروموسومات الوحدات الثنائية وتمر الى القطبين ، ثم تتبعها فيما بعد الكروموسومات الأحادية بعد أن تكون قد انقسمت انشطاريا ويصحب مرور الكروموسومات الأحادية الى القطبين بعض الشذوذ فقد تفشل أحيانا بعض الكروموسومات فى الانضواء فى نواة الدور النهائى • وفى الانقسام الثانى للعملية الميوزية يتشابه السلوك فتنفصل بانتظام كروماتيدات الكروموسومات التى سبق تزاوجها بينما تحاول الكروموسومات الاحادية أن تنقسم ثانية • ويتبع ذلك درجة أكبر من عدم الانتظام وتفشل غالبيتها فى الوصول الى الأقطاب • وتفقد هذه الكروموسومات فى السيتوبلازم • وتحتوى معظم الابواغ الصغيرة التى يمكن أن يجرى بها الانقسام لتكوين نواة الانبوبة والنواتين التناسليتين على سبعة أو ثمانية أو تسعة كروموسومات ، ومن بين هذه تكون الأبواغ التى تحتوى على الكروموسومات السبعة المستمدة من الوحدات الثنائية الأصلية هى الأبواغ التى يكون لها فرصة أكبر فى البقاء وتحقيق الاخصاب بسبب محتواها المتزن ويعثر أحيانا على بعض نباتات غير مكتملة مجموعيا مما يدل على أن بعض حبوب اللقاح غير المتزنة يشترك أحيانا فى الاخصاب • ولكن هذه النباتات ما هى الا بعض الشواذ وليست القاعدة •

أما فى عملية تكوين الأبواغ الكبيرة فيتكون بالمثل سبع وحدات تزاوجية ثنائية ولكن بدلا من أن تتوزع الكروموسومات الأحادية بغير نظام كما يحدث فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ، فانها تتجمع مبكرة قبل الأوان عند الطرف النقيرى للمغزل • وعند هذا الطرف تنضم اليها الكروموسومات السبعة المنفصلة من الوحدات الثنائية وتنضوى جميعا فى نواة

الدور النهائي • ويسير الانقسام الثاني للعملية الميوزية طبيعيا ليعطى رباعيا طوليا من الأبواغ الكبيرة مكونا من بوغين كبيرين في الحجم في الناحية النقيرية ويحتوى كل منهما على ٢٨ كروموسوما ومن بوغين صغيرين في الحجم يحتوى كل منهما على سبعة كروموسومات فقط ويكون واحد من البوغين الكبيرين في الحجم الكيس الجنيني • وبالاخصـــاب بنواة أسبرمية تحمـل سـبعة كروموسومات يستعاد ثانية العدد الجسمي (الميتوزى) وهو ٣٥ •

ومن الواضح أن الانعزال الوراثي يمكن أن يحدث في ورود الكانينا فقط للجينات الواقعة على أى من كروموسومات الازواج النظيرية السبعة • أما فيما يتعلق بالكروموسومات الأحادية فوراثتها أمية تماما ، حيث تنتقل هذه الكروموسومات ككتلة واحدة خلال الكيس الجنيني • ويمنع عـــــدم تناظرها الواضح مع الكروموسومات الأساسية السبعة ، وكذلك فيما بينها ، حدوث أى عبور بين جيناتها • وفيما عـدا بعض الأنـواع ذات ١٤ و ٢٨ كروموسوما فان مجموعة كانينا من الورود تتميز بوجه عام بالنظام الذى وصف الآن • وقد أطلق دارلنجتون (١٩٣٧) على هذا النظام اسم طـراز الوراثة النصف الصنوبية • وهي تتشابه مع نظام المركبات الانتقالية في الاونوثيرا في أنها تسمح لهجين بأن يكون صادق التوالد • ويمكن تهجين ورود الكانينا فيما بينها دون قيود ، ويبدو أن الأزواج السبعة ثابتـة في كل أنواع المجموعة • فاذا كان الأمر كذلك ، فمن المحتمل أنها تحافظ على خصوبة وثبات الطراز في حين أن الكروموسـومات الأحادية تهيىء مصدرا للتصنيف • الا أنه يمكن أيضا اتخاذ الرأى المناقض بأن الكروموسومات الأحادية تهيىء ما يمكن اعتباره طريقة لاجنسية للوراثة بينما تسمح الوحدات التزاوجية الثنائية بتكوين اتحادات جديدة •

الوراثة السيتولوجية للسيارا :

يظهر الجزء الأدنى من ذات الجناحين من الرتيبة (تحت الرتبة) ، نيماتوسيرا ، تنوعا واسعا من الشذوذ الميوزى الذى استتب على أنه من خصائص العائلة (هوايت ١٩٤٦ أ ، ب) • ففي عائلات تيبيوليدى (ذباب البشاروش) وليمونيايدى وسيلندروتوميدى وكولسـيـيدى (البعـوض) وكيرونوميدى (الهاموش) نجد أن عملية تكوين الاسبرمات طبيعية منحيث أن الكيازمات تتكون في الوحدات التزاوجية الثنائية بانتظام • بينما في

البيبيونيدى (ذباب مارس) والاسكاتوبسيدى تتكون الوحدات الثنائيـــة فى الاسكاتوبسيدى ولكن دون وجود كيازمات ، وعليه يفرض عدم حدوث عبور • أما فى السيارادى وفى السيسدوميدى (ذباب الأورام النباتية) فنجد أن عملية تكوين الاسبرمات قد أصبحت معقدة جدا وتتميز كل من المجموعتين بمسلك معقد عجيب • وليس لدينا للآن أية معلومات مؤكدة عن الأهمية التطورية لهذه الخصائص الغريبة فى السلوك الكروموسومى ولا عن الطريقة التى نشأت بها ، ولكن لهـا من الأهمية ما يكفى لجعلها تســتحق بعض الاهتمام •

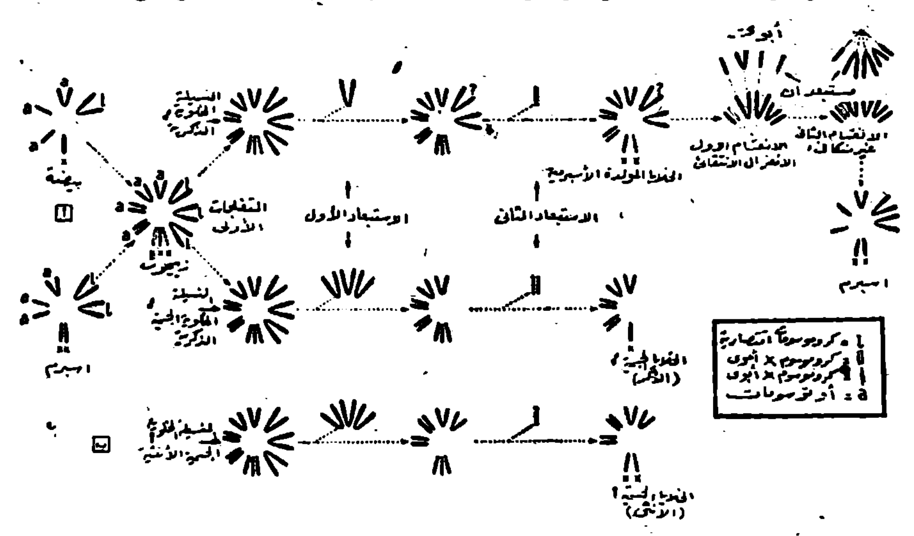
يتمتع الجنس سيارا بنظام كروموسومى فريد بحيث يمكن وضعه وحده فى طراز منفصل عن الكائنات الجنسية العاملة الأخرى • ولقد أثارت خصائصه الغريبة كثيرا من الباحثين مما نتج عنه أنه بالرغم من حيود طرق الانقسام الخلوى ، فان الدورة الكروموسومية وطراز الوراثة فيه أصبحت معروفة جيدا الى حد معقول • وجميع الأنواع فى هذا الجنس تنحو نفس المنحى الى حد كبير ، مما يجعل الوصف الذى سيعطى عن السلوك فى سياراكوبروفيلا ممثلا مقبولا لهذا الجنس •

فى معظم الكائنات ، يوجد فرد واحد على الأقل من كل زوج كروموسومى فى كل خلية من خلايا الجسم • وهذا ناشىء ، بالطبع ، من اسهام البيضة والاسبرم الى الزيجوت بمجموعتين متكافئتين من الكروموسومات • الا أن النسيلة الخلوية التناسلية فى السيارا يوجد بها ، الى جانب المجموعة الأساسية المكونة من أربعة أزواج من الكروموسومات ، كروموسوم غير عادى أو أكثر مختلف فى المظهر والسلوك • وهذه هى الكروموسومات الاقتصارية • وقد سميت بهذا الاسم بسبب اقتصار وجودها على النسيلة الخلوية التناسلية والظاهر أن هذه الكروموسومات خالية من الجينات بالمعنى المألوف للكلمة • ويمكن تمييزها أثناء نمو الخلايا المغذية (الحاضنة) والخلايا الأمية الاسبرمية الأولية بمظهـرها الهتروبكنوزى • ويجـرى استبعادها من نويات الخـلايا الجسمية خلال المراحل الأولى لتفلج الجنين فتطرد داخل السيتوبلازم حيث تتلاشى •

وعملية تكوين البيضات فى السيارا طبيعية من جميع الوجوه فيجرى التلاصق والعبور والانفصال على نحو عادى منتظم • ولا توجد الخصـــائص

الغريبة للانفصال والسلوك الا فى الذكور · وهذا يصبح واضحا من البداية بالاسهام غير المتعادل للزيجوت من البيضة والاسبرم ، فتحتوى نواة البيضة مجموعة أحادية مكونة من كروموسوم X واحد وثلاثة اتوسومات وكروموسوم أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية · ويشير الدليل الوراثى الى أن هذه قد تكون مستمدة من الأب أو الأم ، اذ أن الانعزال أثناء تكوين البيضات يكون عشوائيا · غير أن الاسبرم يسهم ، الى جانب اسهامه بواحد أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية ، بكروموسومين X شقيقين وثلاثة أوتوسومات جميعها مستمدة من الأم ·

ويبين الشكل ٩ ـ ١٤ الطريقة التى ينشأ بها هذا الشذوذ فى السيارا فالانقسام الأول للخلية الأمية للاسبرمات هو فى أساسه انقسام (ميتوزى) وحيد القطب ، يفصل الكروموسومات الأمية من نظيراتها الأبوية · ويظهر أن الكروموسومات لا تتجمهر وتوجه نفسها على الصفيحة الاستوائية كما هو المعتاد بل تبدأ تحركات الدور الانفصالى من موضع وأحوال تبدو كأنها دور تمهيدى ، فتتحرك الكروموسومات الامية الى القطب الوحيد بينما تتراجع الكروموسومات الأبوية بعيدا عن القطب بالرغم من أن سنتروميراتها موجهة نحو القطب · وهذا صحيح فيما يتعلق فقط بالكروموسوم X والاوتوسومات · أما الكروموسومات الاقتصارية ، بصرف النظر عن مصدرها



شكل ٩ ـ ١٤ : التاريخ الكروموسومى أثناء تكوين الجسم وتكوين الجاميطات فى ذكر سيارا كابروفيلا · وأثناء تكوين الجسم فى الانثى يتبع تكوين البيضات مسلكا عاديا ·

فانهـا تمر دائمـا مع الكروموسوم X المستمد من الأم والأتوسومات الى الخلية الأمية الثانوية للاسبرمات • وتجتمع الكروموسـومات الأبوية التى تراجعت بعيدا عن القطب فى برعم صغير يتحزز وينفصل ويتلاشى •فالذكور فى السيارا لا تنقل أبدا ، لهذا السبب ، أية صفات من مصدر أبوى •

وكذلك فان الانقسام فى الخلية الأمية الثانوية للاسبرمات المفـردة الباقية يكون غير عادى وغير متعادل • فهو فى أساسه انقسام انشـطارى فيما عدا كروموسوما واحـدا يكون سابقا ومبكـرا فى مظهره وسلوكه عن الآخرين • وخلافا للانقسام الأول يكـون المغـزل ثنـائى القطب وتصـل الكروموسومات الى الصفيحة الاستوائية بطريقة عادية • غير أن الكروموسوم المبكـر يمـر الى أحـد القطبين قبـل ابـتداء حـركة الـدور الانفصـالى لباقى الكروموسومات ، وحيث انه يكون فى حالة انقسام طولى فان كلتـا شـطرتيه تمران معـا الى نفس النـواة • ثم تتـم الحركة الانفصـالية لباقى الكروموسومات لتعطى نواتين غير متساويتين فى تركيبهما • وتصبح الخلية التى تحمل شطرتى الكروموسوم المبكر الاسبرم العامل وتتلاشى الأخرى • وعن طريق انتقالات بين الكروموسوم X وبين الاوتوسومات أوضحت كراوس (١٩٤٣) أن الكروموســوم المبكر هــو الكروموسوم X وأن السنترومير (أو المنطقة المجاورة له) هــو المسئول عن المرور المبكـر الى نواة الاســبرم العاملة •

وتتبع الطريقة التى تستبعد بها الكروموسومات الاقتصارية من الخلايا الجسمية طابعا فريدا ثابتا • وكما ذكرنا سابقا ، يحتوى الزيجوت عـلى ثلاثة كروموسومات X (اثنان منها مستمدان من الأب) وثلاثة أزواج من الأوتوسومات ، وواحد أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية (يبين شكل ٩ ــ ١٤ ثلاثة منها) • ولا يحتفظ بهذه الهيئة الكروموسومية الا فى قليل من انقسامات التفلج الأولى ، ثـم تسـتبعد الكروموسـومات الاقتصـارية فى الانقسامين الخامس أو السادس ، حيث تدخل فى عملية تبدو كأنهـا الانكماش الطبيعى فى الدور التمهيدى وتصل مع باقى الكروموسومات الى الصفيحة الاستوائية • وتنقسم سنتروميراتها وتبدأ الحركة الانفصاليةولكن تبدو نهاياتها المستطرفة غير قادرة على الانفصال التام الى كروماتيدتين • ونتيجة لذلك تترك الكروموسومات الاقتصارية فى وسط المغزل ولا تنضوى فى النواتين الشقيقتين • والمفروض أن ضربا من الاضطراب المعين تماما فى

كيمياء هذه الأجسام الهتروكروماتينية هو المسئول عن عدم القدرة على الانقسام . ولكن لا تبدو أية بادرة على ذلك حتى تبدأ الحركة الانفصالية . ويقترح هوايت (١٩٥٤) أن الموقف قد يكون مماثلا أو على الأقل موازيا لسلوك الكروموسوم Y في ذكور النسبة الجنسية فى الدروسوفلا .

وهناك استبعاد آخر لبعض الكروموسومات من الخلايا الجسمية يقع عند الانقسام التفلجي السابع أو الثامن . وفى هذه المرة ، يشمل الاستبعاد الكروموسوم X وتشبه جدا طريقة الاستبعاد تلك التى تستبعد بهـا الكروموسومات الاقتصارية . غير أن الظروف تختلف تبعا لما اذا كان الجسم سيكون لذكر أو لأنثى ويتوقف ذلك على الأنثى التى أنتجت البيض (أنظر بعده) . فاذا كان مقدراً له أن يكون ذكرا فيقع الاستبعاد لكروموسومين X كلاهما من أصل أبوى . أما فى حالة الأنثى فيستبعد من الهيئة كروموسوم X واحد ويكون أيضا من أصل أبوى . ونتيجة لذلك يكون جسم الذكر بالتركيب XO والأنثى بالتركيب XX .

وهناك استبعاد ثالث يتم بعد رحيل الخلايا التناسلية الى موضعها الجونادى المستقبل . وفى هذه المرة يكون الاستبعاد للكروموسوم X الأبوى الزائد . غير أن طريقة الاستبعاد تختلف فى هذه الحالة عن الحالات التى سبق وصفها . وتبعا لبرى (١٩٤١) يقع الاستبعاد فى نويات فى طور الراحة فيمر الكروموسوم X مباشرة خلال الغشاء النووى الى السيتوبلازم حيث يتلاشى . ولابد أن يكون هناك استبعاد لواحد أو لأكثر من الكروموسومات الاقتصارية فى النسيلة الخلوية التناسلية أيضا ، ولو أن هذا لم يوصف سيتولوجيا للآن . وهذا الافتراض ضرورى حيث ان عدد الكروموسومات الاقتصارية يظل ثابتا تقريبا من جيل الى آخر . وهذا بالرغم من أن الاسبرم ينقل محتوى كاملا من الكروموسومات الاقتصارية بالاضافة الى ما تجيء به البيضة . ونتيجة لذلك فان الخلايا التناسلية الذكرية والانثوية تكون متماثلة فى التركيب الكروموسومى ويجب أن نفرض أن النسيج التناسلى يصبح مبيضا أو خصية تبعا لتركيب الخلايا الجسمية .

ويبقى أن نعلل النظام الذى يمكن به للزيجوتات المتماثلة فى التركيب الكروموسومى أن تنمو الى ذكور أو الى أناث . ويظهر من الدراسات الوراثية التي أجريت أن الذكر عديم الأهمية فى تعيين الجنس . وعموما فان سيارا

كوبروفيلا تعطى ذرارى وحيدة الجنس ويبدو أن الاناث التى تعطى ذكورا تختلف عن التى تعطى اناثا فى نوع الكروموسومات X الموجودة فى الأم وعلى أساس وجود نوعين من الاناث فى العشيرة بأعداد متساوية ، فقد فرض أن الأنثى التى تعطى أناثا تكون خليطة XX' والتى تعطى ذكورا تكون متماثلة XX • ولم يكتشف سيتولوجيا أى فرق بين نوعى الكروموسوم X ، وربما كان الفرق لا يعدو أن يكون وراثيا ؛ وعلى أية حال فان التركيب الوراثى للأم هو الذى يعين نوع الاستبعاد الذى سيحدث فى الخلايا الجسمية وهذا بالتالى يعين الجنس • غير أنه تعرف سلالات من السيارا ثنائية الجنس ، وحتى فى السلالات المسماة وحيدة الجنس فانه ينتج أحيانا ذكر ضمن ذرية جميعها اناث ، والعكس بالعكس • أما فى سيارا أو سيلاريس فيوجد فرق سيتولوجى بين السلالات الوحيدة الجنس والسلالات ثنائية الجنس ، حيث أن السنترومير فى أحد أوتوسومات الأولى طرفى بينما هو فى الثانية متوسط الموقع • أما اذا كان هذاالفرق يفسر الاختلاف فى الجنس فى الأنسال أو لا يفسره فهو أمر سيظل مفتوحا للنقاش ، وخصوصا وأن أحد الأوتوسومات هو أساس الفرق بين الطرازين المجموعيين للكروموسومات •

سيتولوجيا ذباب الأورام النباتية

تعتبر السيسيدوميدى من الوجهة التقسيمية قريبة للسيارادى • وبالمثل هناك تشابه عجيب فى الدورات الكروموسومية الشاذة ذاتها فى المجموعتين ، فى نفس الوقت الذى توجد فيه تفارقات فى السلوك الميوزى لا تقل اثارة (رايتبرجر ١٩٤٠ ، هوايت ١٩٥٠) • وكما فى السيارا ، يوجد فى السيسيدوميدات طرازان من الكروموسومات : المجموعة الأساسية من الكروموسومات S التى توجد فى كل من خلايا الجسم وخلايا النسيلة التناسلية ، والكروموسومات E التى يقتصر وجودها ، مثل الكروموسومات الاقتصارية فى السيارا ، على النسيلة التناسلية وتستبعد من خلايا الجسم فى انقسامات التفلج المبكرة • ويتباين عدد الكروموسومات E تباينا واسعا من نوع الى آخر • فبينما نجد أن عدد الكروموسومات الاقتصارية فى السيارا هو اثنين أو ثلاثة (ويصل الامر الى غيابها فى بعض الانواع مثل سيارا رينولدزى) فان عددها فى ذباب الأورام النباتية التى درسها هوايت

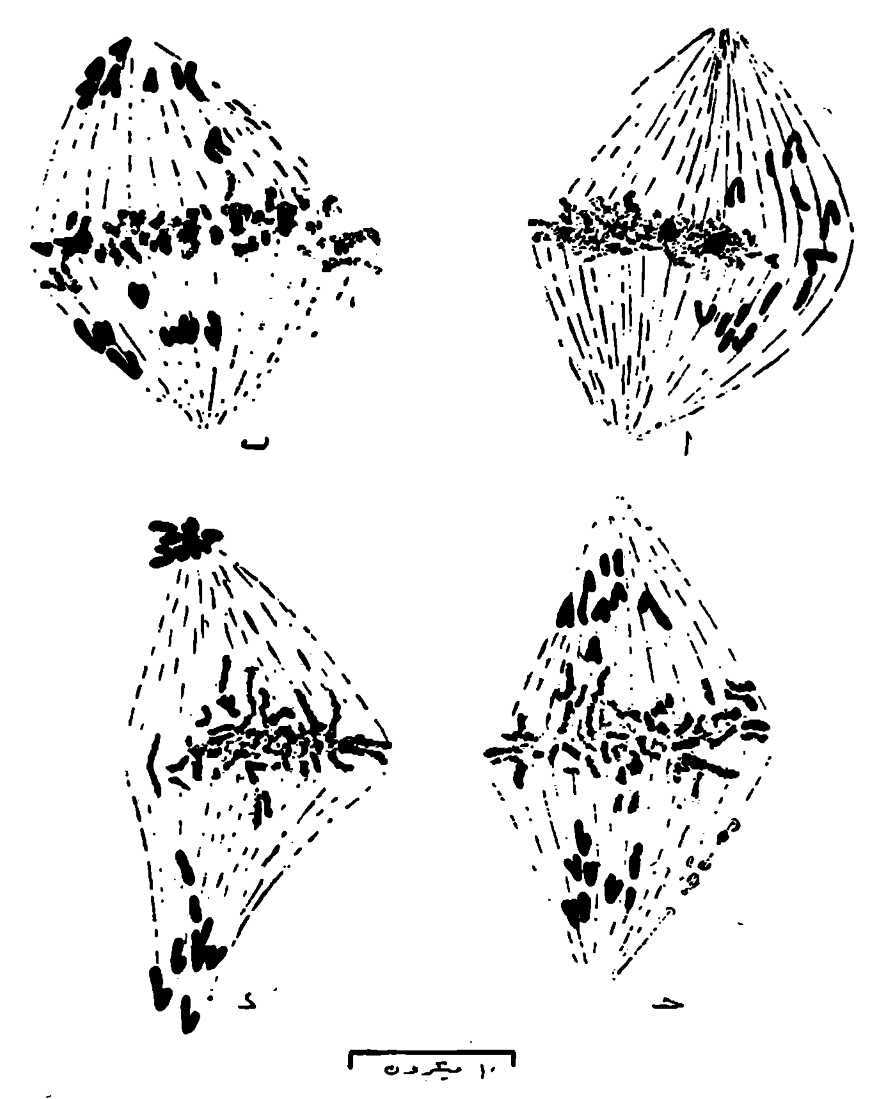
يتراوح من ١٦ (فى تريشورنوميا هيليانثى) الى أن تبلغ فى الارتفاع الى ٥٦ (فى أوليجارسز بارادوكصص) •

ويتوقف استبعاد الكروموسومات E أثناء الانقسامات الميتوزية الأولى على موضع النويات الجنينية • فالنويات التى تقع فى سيتوبلازم المح تتخلص من كل كروموسومات E التى بها ، بينما تحتفظ النويات القطبية ، والمقدر لها أن تصبح نويات خلايا النسيلة التناسلية بكامل هيئتها الزيجوتية من الكروموسومات (شكل ٩ ـ ١٥) • والطريقة التى تستبعد بها هذه الكروموسومات لا تخرج عن الطريقة الموجودة فى السيارا • فلا يظهر فرق بين الكروموسومات S والكروموسومات E فى الشكل أو السلوك حتى بدء الدور الانفصالى ، وعندها تنفصل الكروموسومات S تماما وتمر الى القطبين • غير أن الكروموسومات E تبدأ حركتها تجاه القطبين عند السنترومبرات كما يتبين من واقع انفراجها وظهور التوتر عند هذه المناطق ولكن تفشل الكروماتيدات فى الانفصال على مدى طول الأذرع • ونتيجة لذلك ، تبقى الكروموسومات E معلقة بين القطبين ولا تدخل فى نواتى الدور النهائى • وقد اقترح هوايت أن تشابك الحلزنة أو لزوجة بعض المادة المغلفة للكروموسومات هو الذى يمنع انفصالها • والاقتراح الأخير يجد الكثير من المواقع الى صفه ، حيث أن الهتروكروماتين المفروض أن الكروموسومات E مكونة منه ، يميل الى أن يصبح لزجا تحت ظروف معينة •

ومع أن وقت استبعاد الكروموسومات يكون مبكرا خلال التكوين الجينى فهو يتباين من نوع الى آخر • ففى جنس المياستور ، الذى اكتشفت فيه ظاهرة الاستبعاد منذ سنين عديدة ، يحدث الاستبعاد فى الانقسام التفلجى الثالث أو الرابع وفى المونارثروبالبوس فى الانقسام الخامس • وفى الاوليجارسز يحدث استبعادان : ففى الانقسام الثالث أو الرابع يمر خمسة وخمسون من الستة والخمسين كروموسوما الى السيتوبلازم بينما يفقد واحد فقط فى الانقسام السادس أو السابع أو الثامن •

ويزعم هوايت أن تعيين الجنس فى السيسيدوميدى يماثل الموجود فى مجموعة السيارا • فاذا كان الامر كذلك ، فلابد من وجود استبعادات اضافية لبعض من الكروموسومات S فى الخلايا الجسمية للذكر حيث انها تحتوى

على عدد كروموسومى يختلف عن الموجود فى الانثى · فمثلا فى المياستور يوجد ٤٨ كروموسوما فى الخلايا التناسلية و ١٢ فى الخلايا الجسمية للانثى وستة فى الخلايا الجسمية فى الذكر · وفى التاكسوميا تاكسيا يوجد ٤٠ و ٨ و ٦ على التوالى · فيستبعد ٣٢ في الخلايا الجسيمة للانثى و ٣٤ فى الخلايا الجسمية للذكر ·

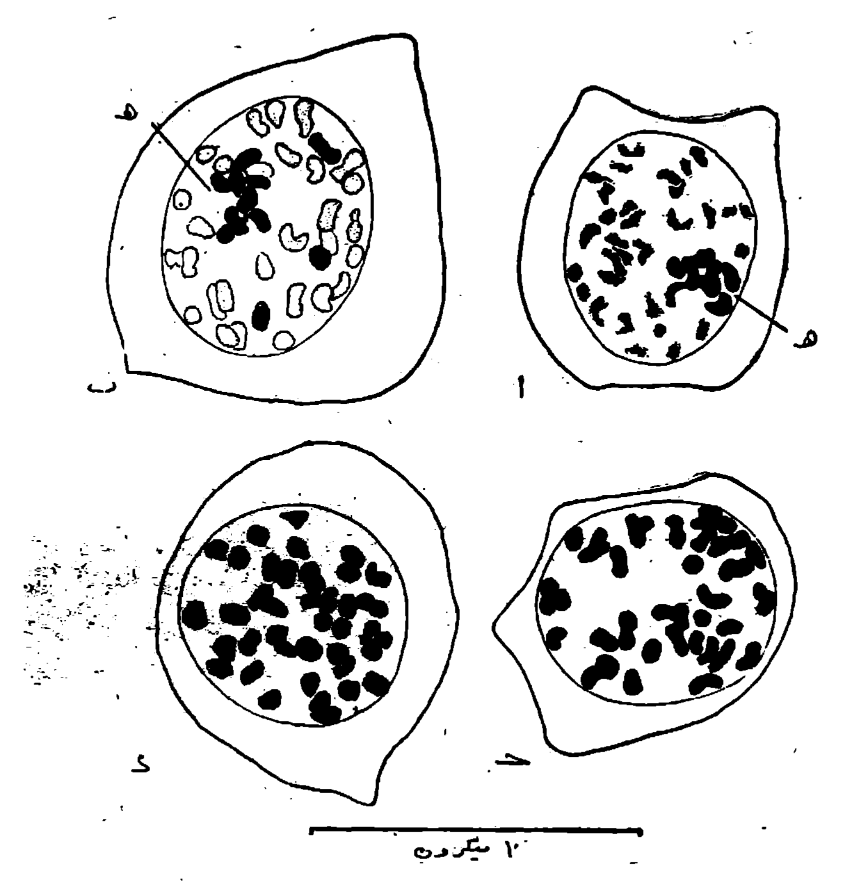


شكل ٩ ــ ١٥ : انقسامات ميتوزية ــ استبعادية عند الانقسام التفلجى الخامس فى جنين السيسدوميد مونارثروبالبوس بوكتساى ·

ولكى تكون عملية الاستبعاد مسئولة عن تعيين الجنس يجب أن يشمل الاستبعاد . فى الخلايا الجسمية للذكر على الأقل كروموسومات X معينة • وعلى ذلك يمكن تمثيل الكروموسومات X فى الهيئة الكروموسومية للتاكسوميا $AA\ BB\ X_1X_2$ للذكر و $AA\ BB\ X_1X_1X_2X_2$ للأنثى على اعتبار أن AA و BB أزواج أتوسومية وأن X_1 و X_2 كروموسومات تعيين الجنس • ونتيجة لذلك فان الخلايا الجسمية تكون من الطراز XO وينشأ تعيين الجنس من استبعاد معين لأحد الكروموسومين X_1 ولأحد الكروموسومين X_2 ، غير أن استبعادهما لم يشاهد مباشرة • وينبىء ما أبلغ فى بعض الأنواع عن وجود ذرارى وحيدة الجنس ، بالاضافة الى زرارى ثنائية الجنس ، الى احتمال وجود طرز مختلفة من الكروموسومات X تؤثر على طبيعة الذرارى من ناحية الجنس فى ذباب الأورام النباتية مثلها فى ذلك مثل السيارا •

والمعالم العامة لعملية تكوين الاسبرمات متماثلة فى جميع أنواع مجموعة ذباب الأورام النباتية التى درسها هوايت • وبصفة عامة تكون الكروموسومات S هتروبكنوزية فى المراحل الأولى للدور التمهيدى للانقسام الميوزى ، كما تكون الكروموسومات E غير مكثفة (شكل ٩ ــ ١٦) • ويختفى هذا الفرق فى الاصطباغ مع حلول الدور الاستوائى الأول • غير أن المراحل العاديه للدور التمهيدى الميوزى لا تظهر ، فلا يحدث تلاصق وتبعا لذلك لا تتكون كيازمات ولا وحدات تزاوجية ثنائية • ويتكون المغزل الميوزى فى دور قبيل الاستوائى ويكون مخروطى الشكل ذا قمة مدببة وقاعدة عريضة • وقد وصف مثل هذا المغزل فى السيارات على أنه أحادى القطب ولكن هوايت يقترح أنه قد يكون ثنائى القطب باعتبار قمة المخروط قطبا عاديا فعالا والقاعدة قطبا متفرقا غير فعال • وينبع هذا الاقتراح من الحقيقة فى أن نواتين تتكونان بانتظام ويقطع الجدار الخلوى عناصر المغزل • ولكى لما كانت كتلة الكروموسومات تتجمع فى الدور الاستوائى عند القاعدة العريضة فلا مناص من الافتراض أن الصفيحة الاستوائية والقطب المتفرق واحد ونفس الشىء (أو يحتلان نفس الموضع) أو أن الكروموسومات تتجمع عند القطب المتفرق مع عدم وجود صفيحة استوائية وأن حركة الكروموسومات التى تتجمع هى من أحد القطبين الى القطب الآخر • وحاليا يبدو أن اعتبار المغزل ذا طبيعة أحادية القطب هو التفسير الاقرب الى العقل •

وعلى أية حال ، فانه فى الوقت الذى يستطيل فيه المغزل ، تمر فيه



شكل ٩ ـ ١٦ : ادوار تمهيدية ميوزية (ا) و (ب) مبكرة و (جـ) و (د) متأخرة فى ذكر سيسدوميد ، تاكسوميا تاكسى (هـ) مجموعة من ثمانية كروموسومات هتروبكنوزية يمكن تمييزها فى المراحل المبكرة ولا يتيسر ذلك فى المراحل المتأخرة ٠

مجموعة أحادية من الكروموسومات S الى القطب المدبب بينما تظل الكروموسومات E والمجموعة الأحاديه الأخرى من الكروموسومات S عند القطب غير الفعال ٠ ثم يعطى انقسام الخلية خليتين شقيقتين غير متساويتين بنواتين مختلفتى الحجم ولا يشمل الانقسام الثانى للعملية الميوزية الا الخلية الأمية الثانوية الصغرى ٠ فتنقسم كروموسوماتها انشطاريا وتعطى خليتين أحاديتى المجموعة تتحولان فى آخر الأمر الى اسبرمين ٠ ولا تنقسم الخلية الكبيرة (الراسبة) التى تحتوى على باقى الكروموسومات ثانية ولا تتكون اسبرمات ٠ ويتكون فى المياستور بالتحقيق ١٠٢٤ من الاسبرمات أثناء حياة الذكر (هوايت ١٩٤٦ جـ) وتنشأ هذه بالطبع من ٥١٢ خلية أمية

اسبرمية أولية • ولا يعرف ما اذا كان مثل هذا التحديد الدقيق يوجد أيضا فى أنواع أخرى من المجموعة •

والنظام العام الذى لخص آنفا ينطبق على المياستور والتاكسوميا وتحتوى الاسبرمات فيهما على ٦ ثم ٤ كروموسومات على التوالى ، بينما تحتوى الخلية « الراسبة » فيهما على ٤٢ ثم ٣٦ • غير أنه يتوزع الى القطب الفعال ، فى المونارثروبالبوس أثناء عملية تكوين الاسبرمات ، حوالى نصف الكروموسومات، وعلى هذا يبدو أنه من الممكن فى بعض الأنواع أن ينتقل كل من طرازى الكروموسومات E , S عن طريق الإسبرم • وترتبط الطبيعة الهتروبكنوزية لبعض كروموسومات الطراز E ، فى المونارثروبالبوس ، بموضوع شمول الاسبرم العامل كروموسومات من الطراز E (وهذا يحدث أيضا فى الروبالومبيا سابينى والاوليجوتروفاس باترسوناى) • وهذه الكروموسومات هى التى تمر مع الكروموسومات S الى القطب الفعال بينما تبقى الكروموسومات E الأشد فى عدم التكثف عند قاعدة المغزل لتشملها فيما بعد الخلية الراسبة ومن هذا يظهر أن هتروبكنوزية الكروموسومات فى الدور التمهيدى هى التى تعين بطريقة ما سلوكها فى الدور الانفصالى • الا أنه لا يمكن ذكر نفس القول عن الكروموسومات S اذ أنها جميعا هتروبكنوزية ومع ذلك لا تذهب الا مجموعة أحادية واحدة الى القطب الفعال •

ونستعيد هنا ذكر أن الدليل الوراثى فى السيارا كشف أن الاسبرمات لا تنقل الا كروموسومات مستمدة من الأم فقط وأن الكروموسومات الأبوية تدفع أثناء عملية تكوين الاسبرمات الى خلية برعمية وتفقد • وتوحى التشابهات والعلاقات التقسيمية الشديدة لذباب الاورام النباتية مع السيارا وأقاربها أن طراز انعزال الكروموسومات الأمية من الكروموسومات الأبوية صحيح ومنطبق فى كلتا المجموعتين ولكن نظرا لعدم وجود بيانات وراثية ولعدم امكان التمييز بين الكروموسومات الأمية والأبوية سيتولوجيا فان تعريف المجموعة الأحادية التى تمر الى القطب الفعال سيظل مجهولا •

وبطريق مماثل لما يجرى فى عملية تكوين الابواغ الكبيرة فى الورود الكلابية تؤدى عملية تكوين البيض فى ذباب الأورام النباتية الى احتفاظ نواة البيضة العاملة لمجموعة أحادية من الكروموسومات S بالاضافة الى جميع الكروموسومات E وتكون الكروموسومات X وحدات تزاوجية ثنائية مع فرض حدوث عبور وانعزال بينها ، وتصطف مع الكروموسومات E على

الصفيحة الاستوائية ولا يمر الى الجسم القطبى غير مجموعة أحادية من الكروموسومات S . ولا يعرف ما اذا كانت الكروموسومات E تنقسم انشطاريا فى الانقسام الأول أو الثانى أو لا تنقسم فى أى منهما وذلك بالرغم من أنها تكون أثناء الدور التمهيدى الميوزى الأول منقسمة طوليا الى كروماتيدات. ولابد من فرض نوع من الانتظام فيما يتعلق بانضمامهما الى نواة البيضة حتى يتحقق ثبات العدد الكروموسومى من فرد الى آخر داخل النوع . والاحتمال أقوى فى أن الانقسام الشطرى للكروموسومات E يحدث فى الانقسام الثانى للعملية الميوزية .

ومن ناحية أخرى فان بعضا من الصعوبات يعترض تفسير ثبات العدد الكروموسومى فى المونارثروبالبوس . فاذا كان العدد الاحادى للكروموسومات S هو أربعة ، كما توحى بذلك نويات الخلايا الجسمية واذا كان الاسبرم ينقل عددا (٢٤) من الكروموسومات E الى جانب الكروموسومات من الطراز S . فلا بد من وجود نوع من النظام المعوض أثناء عملية تكوين البيض ليحفظ العدد الكروموسومى من التغير فى كل جيل فى نسيلة الخلايا التناسلية . وحيث ان هذا العدد هو ٥٠ تقريبا فان نواة البيضة يجب أن تحتوى على ما يقرب من ٢٢ كروموسوما وليس ٤٦ . ولم تحدد للآن الكيفية التى يتحقق بها هذا التوزيع . ولكن اذا فرضنا أن توزيع الكروموسومات فى عملية تكوين الاسبرمات يشابه توزيعها فى عملية تكوين البيض فلا يلزم الا عمل فرض اضافى واحد وهو أن نواة الخلية (الراسبة) فى عملية تكوين البيض هى التى تصبح نواة البيضة العاملة لكى نحصل على طرازين متكاملين من الجاميطات .

سيتولوجيا الكوكسيدات (كوكسيدى - هوموبترا)

فى باب سابق يبحث فى السلوك الكروموسومى تكرر ذكر الاضافات الجديدة الى علم الخلية المستمدة من دراسات كروموسومات الكوكسيدات . وفى نفس الوقت عرضت هذه الكروموسومات ، بسبب سلوكها وتركيبها غير العاديين ، مشاكل تعادلها فى الاهمية وتتطلب الحل . وان فى استتباب هذه الحشرات كوحدات ناجحة عاملة ما يجبرنا على ادراك انقسام الكروموسومات والخلايا على رغم تكامله العجيب . فهو نظام ذو مرونة غير

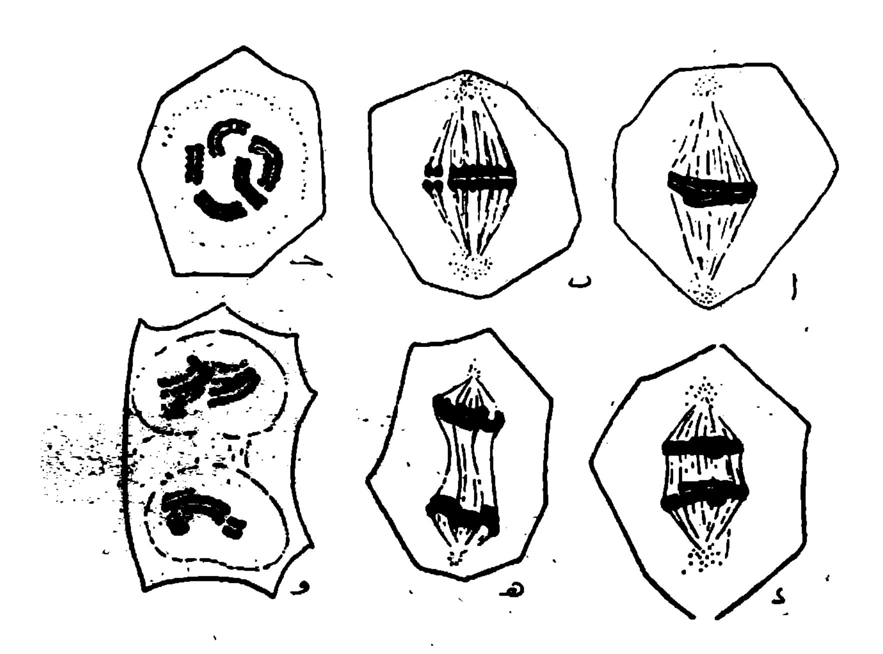
عادية • وكما أشار هيوز ـ شريدر (١٩٤٨ ب) فى استعراض حديث له أن الخصائص غير العادية لسيتولوجيا الكوكسيدات يجب ألا ينظر اليهـا كحالات شاذة ولكن كتصنيفات فى حدود سيتولوجية أوسع كثيرا عما كانت تسمح به معلوماتنا سابقا ، عن الكائنات الأكثر شيوعا ، أن نعتبره ممكنا ولهذا يبدو أن من المرغوب فيه عرض صـورة أكثر توحيدا لسيتولوجيا الكوكسيدات مما يتوافر فى المراجع المتفرقة التى أعطيت سابقا •

الانقسام الميتوزى فى الخلايا الجسمية

أساسا ، ينبع الانحراف عن السير الطبيعى لانقسام الخلية كما يتمثل فى خلايا أطراف الجذور فى البصل أو فى خلايا البلاستيولا فى السـمك الأبيض ، من أن الكروموسومات تملك سنتروميرات غير محدّدة (منتشرة) وليست معينة الموضع • نتيجة لذلك تنفصل الكروماتيدتان الواحدة عن الأخرى وتمران الى القطبين فى الدور الانفصالى كأجسام متوازية وليست على شكل V أو شكل J أو شكل قضيب • وكذلك ، كما سنرى فان السنترومير غير المحدد يعين التوجيه فى الدور الاستوائى وتكوين الالياف الكروموسومية المغزلية •

والانقسام الميتوزى فى الخلايا الجسمية واحد فى كل مجمـوعة الكوكسيدات والوصف الذى سيعطى ينطبق أيضا على الانقسام المفرد الذى تنقسمه الخلية الامية للاسبرمات فى الانواع التى فيها الذكور أحادية المجموعة (مثلا ، ستياتوكوكاس) • يبدأ الدور التمهيدى بطريقة عادية من حيث الجوهر ولكن الكروماتيدات تنفصل بمجرد توطد حلزون ظاهر بكل منها • ويتبع هذا انفصال جانبى لأنصاف الكروماتيدات ومع حلول الدور الاستوائى يكون كل كروموسوم مؤلفا من أربعة خيوط متوازيه (شكل ٩ ـ ١٧) ، كل منها منفصل بوضوح عن الآخر ولكل منها تركيبه الحلزونى • ولا يوجد التفاف نسبى ، مما ينبىء بأن نظام الحلزنة الذى كان موجودا قبل ذلك فى الخيوط من الطراز الجانبى أو الخالص وليس من الطراز الالتفافى أو الاشتباكى • [ويعتقد مانتون (١٩٤٥) أن هذا صحيح أيضا فى بعض المواد النباتية بالرغم من أنه يبدو متعارضا مع مشاهدات أخرى] ومثل هذا الانفصال الى كروماتيدات وأنصاف كروماتيدات لا يكون ممكنا فى كروموسوم ذى سنترومير محدد •

حيث ان السنترومير لا ينقسم حتى الدور الانفصالى المبكر • الا أنه يبدو أن السنترومير المنتشر لا يؤلف مثل هذه العقبة للانفصال •



شكل ٩ ــ ١٧ : الانقسام الميتوزى فى جنس نوتوكوكوس • (ا) منظر جانبى للدور الاستوائى • (ب) نفس الشىء فيما عدا الكروموسوم الموجود الى يمين المغزل والذى يرى فى منظر طرفى مكون من أربعة أنصاف كروماتيدية • (ج) منظر قطبى للدور الاستوائى تظهر فيه الكروماتيدات واضحة الانفصال • (د) و (هـ) الدور الانفصالى • (و) الدور النهائى تظهر به أنصاف الكروماتيدات منفصلة •

وفى الدور الاستوائى تأخذ الكروموسومات موضعا موازيا للصفيحة الاستوائية ويمتد من السطح المواجه للقطب فى كل كروموسوم صفيحة من الالياف الكروموسومية تتجمع عند القطب • ولا يمكن الاجابة عما اذا كان من الممكن لاى سطح من الكروموسوم يعرض للقطبين أن يكون اليافا وكل ما يمكن أن يقال ، هو أن الكروموسوم لا يحمل سلسلة من المواقع المميزة مما يناظر تجميعا طوليا لعديد من السنتروميرات المحددة • وأنه يبدو أن خواصها المتصلة بالحركة تنتشر على مدى طول السطح • وكذلك فانه يمكن لاية كسرة مستحدثة أو تلقائية أن توجه نفسها فى الــدور الاســتوائى وأن تتحرك فى الدور الانفصالى •

وتكون الكروموسومات أثناء انفصالها فى الدور الانفصالى متوازية ، مع تقوس أطراف الكروموسومات نحو القطب فى المراحل الأخيرة • وتكون اعادة التنظيم فى الدور النهائى طبيعية ، ولابد من الفرض بأن أنصاف الكروماتيدات التى تم انفصالها تجتمع خيوطها الشقيقة ثانيا فى تلاصق وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية •

الانقسام الميوزى

ويماثل الانقسام الميوزى فى اناث مجموعة الكوكسيدات أساسيا نفس الانقسام فى الطراز الاكثر بداءة فى الذكر ، فيما عدا الحالات التى يدخل فيها التوالد البكرى ليعقد الصورة • بيد أن البحث فى ذلك سيؤجل الى باب قادم يعالج هذه الموضوعات الخاصة ، وسنناقش هنا الطرز الذكرية فقط وسنتبع الى حد كبير التقسيم الذى وضعه هيوز ـ شريدر (١٩٤٨ ب) لهذه الطرز •

ويمثل الجنس بيوتو وهو من العائلة اريكوكسيدى ، ما يحتمل أن يعتبر طرازا بدائيا للانقسام الميوزى فى الذكور • وهو يتبع الطراز XX - XO من نظم تعيين الجنس ، والعدد الكروموسومى فى الاناث ٢ن = ١٤ وفى الذكور ٢ن = ١٣ • ويمكن افتراض حدوث التلاصق حيث نجد فى الدور التشتتى وحدات تزاوجية ثنائية على هيئة قضبان أو تصالبات (شكل ٧ ـ ٨) ولا يعرف ما اذا كانت الكيازمات الموجودة تمثل تبادلات سابقة بين الكروماتيدات أو لا • وعلى أية حال فان الكيازمات تكون تامة الانزلاق الطرفى مع حلول الدور الاستوائى • وفى نفس هذا الوقت تكون كروماتيدات وأنصاف كروماتيدات كل كروموسوم واضحة الانفصال كل منها كوحدة منفصلة ، وبهذا تكون كل وحدة ثنائية مكونة من ثمانية خطوط •

ولا يوجد تنافر فى الدور الاستوائى بين الكروموسومات النظيرة كالذى يظهر فى الوحدات الثنائيه التى يحمل كل نظير فيها سنترومبرا محددا • والواقع كما يوضح الشكل (٧ ـ ٨) ، أن كل كروموسوم يوجه نفسه على المغزل وليست الوحدة الثنائية ككل ، ويكون الانقسام الأول انشطاريا ، وذلك على الأقل فى أية مناطق عبورية تبعا لما يوجد منها • وفى الدور البينى تبتعد كروماتيدتا كل ثنائى للخيوط الواحدة عن الأخرى وتنحل حلزنتها

قليلا ثم تتقاربان لتتزاوجا ثانية • والانقسام الثانى من العملية الميوزية يشبه الاول . وفيما عدا المناطق اللاعبورية فان الانقسام يكون اختزاليا • ولذا فان الانقسام سواء كان اختزاليا أو انشطاريا فهو عكس الموجود فى الكائنات الشائع دراستها • وكان ريز (١٩٤٢) أول من درس وحلل الانقسام والانعزال فى البيربرى ويعتقد أوكسالا (١٩٤٣) أن هذا التحليل ينطبق على الاودوناتا وهى مجموعة من الحشرات بعيدة تماما عن الأولى ، والسنتروميرات فيها من الطراز المحدد المعتاد •

وتكون ذكور البيوتو ، وتتفق فى ذلك مع ذكور أنواع الكوكسيدات الأخرى ، اسبرماتيدات عديدة النويات • وينشأ ذلك نتيجة اندماج الكتل السيتوبلازمية لنواتج الانقسام الميوزى الاربعة •

ويشبه الانقسام الميوزى فى الماتسوكوكاس (عائلة مارجاروديدى) نفس الانقسام فى البيوتو فيما عدا ما يتعلق بكروموسومات الجنس • فالعدد الكروموسومى فى الاناث ٢ن = ٤٠ وفى الذكور ٣٤ • وعلى ذلك توجد ستة كروموسومات X تظهر فى الذكر ككروموسومات أحادية • وهذه تتكثف قبل الأوان وتكون حلقة فى وسط الصفيحة الاستوائية وتأخذ الأوتوسومات ، وهى أكثر بطئا فى تكثفها ، مواضعها حولها • وفى الدور الانفصالى تتحرك كروموسومات X كوحدة الى أحد القطبين ثم تنقسم انشطاريا فى الانقسام الثانى • وعلى ذلك فان نويات الاسبرماتيدات تحتوى اما على ١٤ واما على ٢٠ كروموسوما •

والطراز الايسيرينى من الانقسام الميوزى ، الخاص بالكوكسيدات من القبيلة ايسيرينى ، هو فى أساسه تحوير يتلاءم مع الحالة الأحادية المجموعة الموجودة فى الذكور • والمفروض أنه حدث فى موضع ما من خط سير التطور فى هذه المجموعة أن أزيل العائق الفسيولوجى الذى يمنع نمووتكوين البيضة غير المخصبة فتنمو الذكور بكريا • والعدد الكروموسومى الاحادى هو اثنان • ولا يتضمن الانقسام الميوزى فى الايسبرينات غير انقسام واحد وهو بالطبع انشطارى لكى يعطى نواتين أحاديتى المجموعة • أما الانقسام السيتوبلازمى ، الذى تسبق آثار باقية منه اندماج نواتج الانقسام الميوزى الأربعة ، فمكبوت هنا تماما وتتكون مباشرة اسبرماتيدة ثنائية النواة •

ومنشأ المغزل الايسيرينى نووى تماما ، فقد يستمر الغشاء النووى

فى بعض الانواع حتى مرحلة متأخرة من الدور الانفصالى . ويدفع المغزل المتكون الغشاء النووى الى الخارج الى طرفين مدببين ٠

وقبل الانتقال الى طرز الانقسام الميوزى الأرقى تطورا يجدر بنا أن ننوه عن الطريقة الغريبة التى تتكون بها اسبرمات الايسيرين . حيث ينشأ فى كل اسبرماتيدة ثنائية النواة تجمعان ابتدائيان من السيتوبلازم يستطيلان بعد ذلك ليكونا ذيلين ٠ وتمر النواتان داخلهما . واحدة فى كل ذيل ٠ وفى هذا الوقت تكون نواتا الاسبرماتيدة فى شكل شبكى دقيق بسبب انحلال الحلزنة أثناء الدور النهائى ٠ وتأخذ الكروموسومات فى التكثف وهى تتحرك الى داخل الذيل ، ويسبق الكروموسوم الصغير دائما الطويل غير أنه يكون متحدا به طرفيا ولكن عند استطالة الذيل يبدو أن الكروموسومات تبدأ ثانية فى حل حلزنتها ولو جزئيا على الاقل ٠ ويتبع هذا تكثيف أخير يترك الكروموسومات فى نفس الطول الذى كانت به فى الدور التمهيدى الميوزى ٠ وعند هذا الوقت يكون ذيل الاسبرم قد انفصل عن جسم الاسبرماتيدة حيث انه لايزال من الممكن مشاهدة النواتين الفارغتين ومن الواضح كما أشار هيوز ـ شريدر ، أن هذا السلوك ينبىء بأن الكروموسومات لها قدرة كامنة ذاتية على الحركة مستقلة تماما عن أى نظام للمغزل وكذلك ترتيب الهجرة الى داخل الذيل فانه لابد من أن تحددها خاصية ما للأطراف الكروموسومية ٠

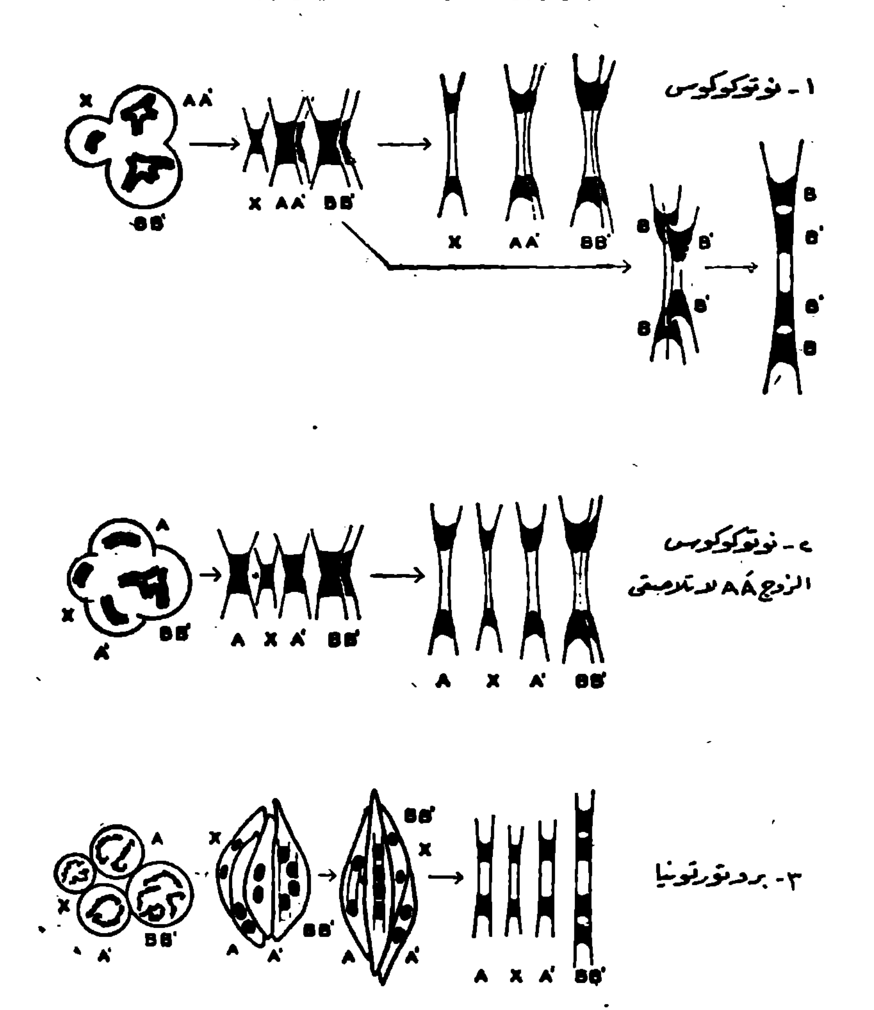
ورابع طراز للانقسام الميوزى فى الكوكسيدات هو طراز اللافايين ويوجد فى الأجناس ذات القرابة الوثيقة لافيا ولافيبلا وبرتورتونيا وجميع أعضاء عائلة المارجاروديدى فى النوتوكوكاس ٠ وبينما الانقسام الميوزى لا يختلف كثيرا فى الاناث عن الطراز العادى فانه يتميز فى الذكوربتخصيصات متطرفة ٠ وأول دليل على ذلك حوصلة النواة فى اللافيا ٠ فتتكثف كل من الوحدتين الثنائيتين والكروموسوم X المفرد فى حويصلة منفصلة ويسبق الكروموسوم X باقى الكروموسومات فى التكثف قبل الأوان ٠ والمفروض أن التلاصق يسبق التحوصل ٠ فاذا حدث التلاصق ، كما هى الحال أحيانا فى هذا الجنس ، فقد تكون الكروموسومات المفردة فى فصوص لحويصلة واحدة أو فى حويصلات مستقلة . ولكن لما كان الانقسام الأول انشطاريا فانه لا ينشأ أى شذوذ ميوزى ٠ كما فى الطرز الميوزية التى آتينا على وصفها آنفا ، فان حركة تباعد الكروماتيدات فى الدور النهائى وتزاوجها الثانوى

فى الدورين البينى والتمهيدى للانقسام الثانى حركة مميزة . ويخدم التزاوج الثانوى كعامل للاتزان يعوض عدم التلاصق ·

ويعرض المغزل الميوزى أيضا خصائص جديدة ، فعنـد اختفاء جدر الحويصلات قبيل الدور الاستوائى ينشأ من الحافة الخارجية لكل كروماتيدة أى من الجانب المضاد لأوجه التزاوج قوس من الأليـاف الكروموسـومية · وعندما ينضم القوسان المنفصلان الخارجان من شقى الوحدة الثنائية فانهما يكونان كتلة من الألياف فى شكل بوق يتسع عند القمة (شكل ٩ ــ ١٨) · وتتكون الالياف فى كل وحدة ثنائية أولا دون علاقة لها بأى قطب (حيث لا توجد أقطاب) أو لأى منها بالآخر . ولكنهـا فيمـا بعـد تتوجه بطريقة متوازية لتكون شكلا ثنائى القطب قطباه منفرجان · ومن الواضح أن نشأة المغزل مركبة وأصله مشترك · وفى الدور الانفصالى تأخذ الألياف الكروموسومية فى القصر مع استمرار الانفصـال الانشطارى ويصبح الموصـل بين المنطقى جسما أنبوبيا يواصل الاستطالة ليدفع كلا من الكروموسومين بعيدا عن الآخر · ويشبه الانقسام الثانى الأول . فيما عدا أن الكروموسوم X لايكون أليافا مغزلية بل يتحرك سلبيا الى أحد القطبين دون انقسام آخـر . ذلك عن طريق الاشتباك فى ألياف واحد من الاوتوسومات ·

وتشابه الاحداث الميوزية فى نوتوكوكاس شريدراى مثيلاتها فى لافيا فيما عدا أنه يوجد عدم توافق زمنى واضح فى انفصال الكروماتيدات فى الدور الانفصالى فى فردى الوحدة الثنائية · وتنحل الكيازمات تماما قبل الدور الاستوائى وقد يقع الكروموسومان النظيران على بعد من بعضهما قليلا· غير أنه فى بعض الاحوال قد يحدث لكروموسومين غير متوافقين زمنيا فى انقسامهما أن يلتحم عنصرا المغزل الخاصان بهما ويعطيا سريدة طولية من أربعة كروماتيدات(٩ ــ ١٨) ·

ويصل استقلال الأجزاء الفردية للكروموسومات الى درجة أعظم من التعبير فى لافيبلا فتظهر الكروماتيدات الأربع لكل كروموسـوم فى وضوح تام . حيث تكون مرتبة طوليا فى عناصر مغزلية أنبوبية الشكل · وفى بعض الاحيان ، قد تكشف خاصية عدم التوافق الزمنى عن ثمانى وحدات من الكروموسوم المفرد دالة بذلك على أن الكروموسوم المفرد فى الدور الاستوائى الأول جسم ثمانى الأجزاء · وفى معظم الكائنات لا تظهر هذه الصفة ، اذا



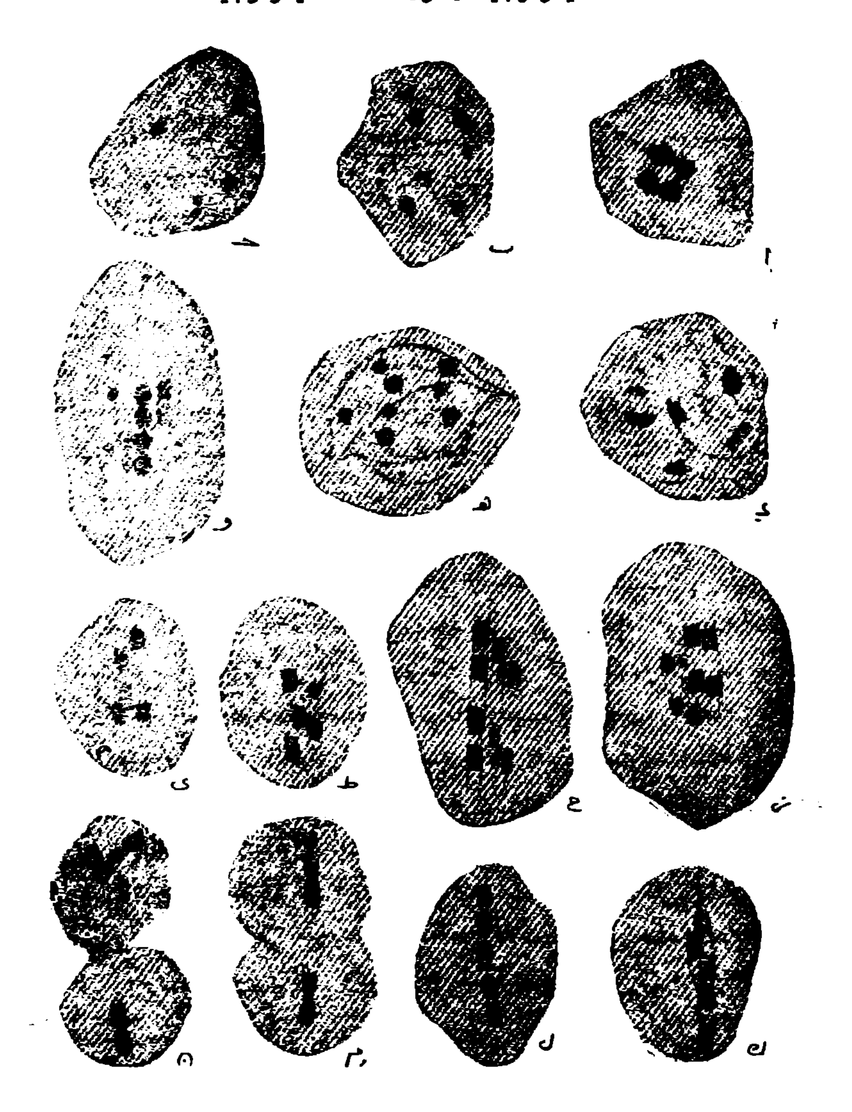
شكل ٩ ـ ١٨ : تكوين المغازل في جنسين من الكوكسيدات (١) نواة الخلية الامية للاسبرمات للنوتوكوكوس وهى ذات حويصلات والتلاصق بين الاوتوسومات النظيرة عادى والانزلاق الطرفى تام ويكون كل كروموسوم عنصرا مغزليا منفرجا • ويكون افتراق الكروموسومات فى الدور الانفصالى عاديا فيما عدا ما يتعلق بالتحام عناصر المغزل كما يحدث فى زوج الكروموسوم B (٢) مثل المبين أعلاه فيما عدا أن الزوج A من الاوتوسومات لا يتلاصق • (٣) التحام واندماج عناصر المغزل فى البروتورنيا منتظما (أنظر شكل ٩ ـ ١٩) مظهرا كروماتيدات زوج من الكروموسومات ، فى هذه الحالة كروماتيدات الزوج B ، وهى تدفع ليتخلل بعضها ببعض حتى تضمن انفصالا انشطاريا عاديا •

وجدت ، بسبب طبيعة الكروموسومات الوثيقة الحلزنة والسنترومير غير المنقسم • الا أن عدم التوافق الزمنى والسنترومير المنتشر يسمح للأجزاء

الموجودة بحرية أكبر · ويجد الاستقلال الذاتي الفريد للكروماتيدات أظهر تعبير له في الكروموسوم X ، حيث يظهر في الدور التمهيدي الميوزي مكوناً من كروماتيدتين وتظهر بكل منهما أنصاف الكروماتيدات في حويصلات منفصلة ، ومع ذلك فان الكروموسوم X يسلك كوحدة وينقسم وينفصل تماما كبقية الكروموسومات الأخرى ·

وفى البروتوتونيا بريميتيفا ، تصل الظروف غير العادية للانقسام الميوزي في الكوكسيدات الى أعلى الدرجات (شكل ٩ ــ ١٩) · ففي الدور النهائي السابق للانقسام الميوزي تنفصل جميع الكروموسومات الى كروماتيدات فتترك عشر كروماتيدات حرة ناتجة من الكروموسومات الخمسة المكونة للهيئة الثنائية المجموعة وتتكون أربع حويصلات ، تحتوى واحدة منها على أربع كروماتيدات وثلاث تحتوى على اثنتين · ولا يبدو من المحتمل أن التلاصق أو تكوين الكيازما قد وقع ، ومع ذلك فلايزال هناك تجاذب متبق بين الكروماتيدات يحفظها من الاختلاط على وجه لا يمكن علاجه · وهذا صحيح بالتأكيد ، للزوج الصغير من الاوتوسومات ويقع كل منهما في حويصلة منفصلة · وتأخذ الحويصلات بعد ذلك شكلا مدبب الطرفين (وهذا يذكرنا بالمغزل الذي يتكون داخل النواة في الايسبرينات)ثم تنضم وتنضغط بعضها الى بعض ويتكون بداخل كل منها عنصر مغزلي يجمع الكروماتيدات فى سريدة طولية · وفي الانقسام الثاني ، يتبين بوضوح استقلال الكروماتيدات المتبوع بالتزاوج الثانوي من الحقيقة في أن الكروماتيدة X قد تجد طريقها فيما بين كروماتيدتين نظيرتين لتعطي سريدة طولية من ثلاث · وفي هذه الحالة يمكن التعرف على الكروموسوم X وعلى وجه التأكيد عن طريق هتروبكنوزيته السالبة ·

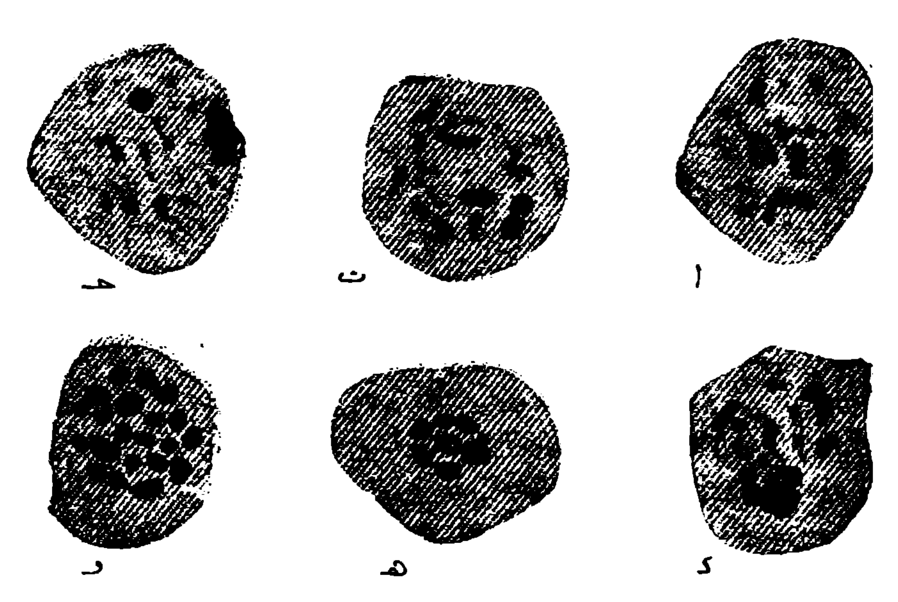
ويعرض توجيه الكروماتيدات الأربع الموجودة داخل الحويصلة الكبيرة في سرد طولي مشكلة من نوع خاص · حيث انه اذا كان الانقسام الميوزي الأول انشطاريا ، كما هي الحال بالتأكيد لكروموسومات الكوكسيدات الأخرى ، فيجب أن تكون الكروماتيدتان الوسطيتان من كروموسوم واحد وأن تكون الاثنتان الطرفيتان من النظير الآخر · ويوضح شكل (٩ ــ ١٨) ما يعتقده هيوز ــ شريدر عن الكيفية التي نشأ بها هذا السلوك لضمان ان يكون الانقسام حقيقة انشطاريا ·



شكل ٩ ـ ١٩ : الانقسام الميوزى فى بروتورتونيا بريميتيفا (أ ـ د) الدور التمهيدى الميوزى مبينا حويصلات النواة (هـ) و (و) تحقيق الاستقطاب الثنائى للنواة وتكوين عناصر المغزل فى الدور البينى لتعطى سريدة طولية من خمسة كروموسومات كالمبينة فى (ل) • (ل) تتكون السريدة من الكروموسوم X غير المنقسم الكروماتيدتين المنفصلتين للأوتوسومين • (م) و (ن) الدور الانفصالى الثانى يظهر بهما الكروموسوم X فى قمة المجموعة العليا فى (م) وفى وسطها فى (ن) • ولابد من أن تتبادل كروماتيدات الأوتوسومين فى الواقع داخل السريدة الطولية حتى يصل كل اسبرماتيدة محتواها الكروموسومى المناسب • وتوضح (ك) كيفية حدوث ذلك •

وفى طراز الانقسام الميوزى الليكانويدى الذى يمثل هنا بفيناكوكاس أسيريكولا فانه يحتفظ بكثير من الخصائص المعروفة بالكوكسيدات بينما يقدم ثلاث خصائص جديدة • فأولا ، نجد أن عدم التلاصق تام (حتى كما فى بروتورتونيا) فى نفس الوقت الذى يوجد فيه نظام معوض يضمن الانعزال الصحيح • وثانيا أن المجموعتين الأحاديتين من الكروموسومات تتميز كل منهما بوضوح عن الأخرى ابتداء من مرحلة البلاستيولا وما يليها عن طريق فرق فى التكثف • وثالثا يتدهور ويبور نصف الاسبرمات • فكل من الذكور والاناث فى الليكانويدات ثنائية المجموعة • والعدد الثنائى ٢ ن فى الفيناكوكاس هو ١٢ ، وفى الدور التمهيدى للانقسام الميوزى فى الذكور يتكثف بشدة فى أحد الجوانب ستة من الكروموسومات ، ولكن فى الدور الاستوائى تكون الكروموسومات الاثنا عشر متماثلة المظهر ، وفى الدور الانفصالى يكون الانفصال انشطاريا • غير أنه فى الانقسام الثانى تتجمع معا ستة كروموسومات ، والمفروض أنها من المجموعة ذات السلوك الهتروبكنوزى السابق بينما تظل الستة الباقية دون تجمع وتتكون ألياف مغزلية من الستة المتجمعة وينشأ مغزل احادى القطب ثم تذهب هذه الكروموسومات الى القطب الوحيد • وتكون النواة المتكونة شديدة البكنوزية وفى آخر الامر تتلاشى فى الاسبرماتيدة الرباعية النويات • وتكون الكروموسومات الباقية ، وسلوكها أكثر قربا الى العادى ، نواة وحيث انه توجد مجموعات فى كل اسبرماتيدة ، فانه لا يتكون غير اسبرمين عاملين •

والموقف فى جوسيباريا أسبوريا أشد غرابة • فالعدد الثنائى هو ٢٨ ويتكون فى الانثى بانتظام ١٤ وحدة ثنائية ولكن فى الذكور يتجمع ١٤ من الكروموسومات فى كتلة هتروبكنوزية أثناء الدور التمهيدى الميوزى فى شكل ٧ وحدات ثنائية وتتكثف الكروموسومات الأربعة عشر الباقية ببطء وتظل مفردة (شكل ٩ ــ ٢٠) • ويعرض المغزل فى الدور الاستوائى الاول ١٤ كروموسوما مفردا وسبع وحدات ثنائية ويجرى الانفصال انشطاريا فى الكروموسومات المفردة واختزاليا فى الوحدات الثنائية • وفى الخلايا الأمية الثانوية للاسبرمات ، تظل ثنائيات الكروماتيدة السبع المستمدة من الوحدات الثنائية متكثفة وتكون مغزلا وحيد القطب ثم تتحرك الى القطب المفرد وهناك تندمج فى كتلة بكنوزية تتدهور وتتحلل فى الاسبرماتيدة فيما بعد • وتستدير كل من مجموعتى الكروموسومات الباقية والتى يتكون كل منها من ١٤ كروموسوما عاديا الى نواة تتحول فى آخر الأمر الى اسبرم عامل



شكل ٩ ـ ٢٠ : الانقسام الميوزى فى جوسيباريا اسبريا (أ) دور تمهيدى مبكر ليس به اى دليل على وجود هتروبكنوزية (ب) و (هـ) تكثف سبع وحدات تزاوجية ثنائية هتروبكنوزية (و) الدور الاستوائى الاول يظهر به ٧ وحدات ثنائية و ١٤ وحدة احادية ٠

ويظهر بوضوح أن جوسيباريا اسبريا رباعية المجموعات حيث ان العدد الكروموسومى الثنائى فى الاجناس القريبة لها هو ١٠ و ١٢ و ١٤ ٠ وكما يرى هيوز ـ شريدر (ومع ذلك انظر هوايت ١٩٥٤) فان هذه الحقيقة وحدها لا تفسر مع ذلك السلوك الغريب للأربعة عشر عنصرا ٠ ومن أجل الوصول الى تفهم الموضوع يستدعى الأمر اجراء دراسات أخرى على الأجناس المتصلة القرابة ٠

الأجسام القطبية والتكوين

وقبل أن نترك الكوكسيدات وماتحتويهمنوأفر الخصائصالسيتولوجية الهامة ، يجدر بنا أن نذكر خاصية أخرى ، تتعلق بالاناث هذه المرة ، وهى خاصة بالاشتراك الفعال للاجسام القطبية فى عملية التكوين ٠ وقداكتشف شريدر (١٩٢٣) هذا لاول مرة فى سيدوكوكاس سيتراى ثم تحققت صحته فى أجناس أخرى متصلة القرابة ٠

ولا تلعب الأجسام القطبية عادة أى دور فى التكوين . غير أنه ، كما ذكرنا سابقا فى هذا الباب ، وجد أن الموزايكية التى وجدت فى بعض سلالات دودة القز تنشأ من أجسام قطبية تغوص ثانية بعد اخصابها فى البيضة لتشترك فى التكوين الجسمانى • وفى سيدوكوكاس سيتراى تتكون نواة قطبية من اندماج الاجسام القطبية وتكون ثلاثية المجموعة وتحتوى على ١٥ كروموسوما • وتنقسم النواة القطبية ، عادة ، ثلاث مرات لتعطى نويات مشتقة منها تحتوى كل منها على ١٥ كروموسوما • وتتحد هذه فى أزواج أو مع نواة أو اثنتين من نويات التفلج لتعطى نويات ذات ٢٥ و ٣٠ و ٣٥ من الكروموسومات • ثم تنقسم هذه النويات الضخمة انقساما ميتوزيا داخليا لتعطى نويات أضخم تحتوى من ٥٠ الى ٧٠ كروموسوما • وعند هذه المرحلة ، يدخل النويات نوع معايش من الفطر (ينتقل من جيل الى جيل عن طريق البيضة) وتتحول الى خلايا فطرية أولية • ثم تنقسم هذه بالتالى لتكون عضو الميسيتوم فى الكائن البالغ وفيما بعد تجرى فى الخلايا الفطرية انقسامات ميتوزية داخلية مما قد يصل بالعدد الكروموسومى الى ٢٠٠ •

الباب العاشر

التغيرات الكروموسومية التلقائية والمستحدثة

نوهنا بفائدة استخدام شتى أنواع التغيرات الكروموسومية في الدراسات الكشفية للمشاكل السيتولوجية والوراثية السيتولوجية بمايكفى للدلالة على أن قيمتها كأداة للبحث لا تقدر · فهناك دراسات معينة يكاد يكون من المتعذر اجراؤها دون استخدام هذه التغيرات · والواقع أن أهميتها قد وصلت الى الدرجة التى حدت بعدة معامل أن تقوم على الدوام بحفظ العديد من سلالات التغيرات التى يمكن تمييزها سيتولوجيا فى الذرة والدروسوفلا ، والتى تظل رهن طلب كل من يرغب فى استعمالها فى بحث تجريبى · وهى فى جوهرها تهيىء وسائل خاوية داخلية يمكن بها التحكم فى سلوك الكروموسومات وخصوصا أثناء الانقسام الميوزى · على أننا فى هذا الباب سنعنى ببحث وسائل انتاجها وليس بطرق استخدامها ·

يرجع بدء دراسة التغيرات الكروموسومية وتقدير فائدتها فى البحث الوراثى الى أواخر العقد الثانى من القرن الحالى عندما استخدم مولرتكنيك CIB المشهور فى تجاربه الأولى عن الاشعاعات · وكان من اتقان وكفاية هذا التكتيك ، الذى يعتمد على استخدام انقلاب لكبت العبور فى الكروموسوم X فى اناث الدروسوفلا ، أن أدى الى اكتشاف أن أشعة -X تحدث طفرات جينية فى أعداد محسوسة جدا · وقدأعقب هذا الاكتشاف دراسات موازية قام بها آلتنبرج (١٩٢٨) ، الذى بين أن الاشعاعات المؤينة قد زادت أيضا من معدل الانتقالات ، وكذلك بحوث ستادلر (١٩٢٨) فى الذرة والشعير التى أوضحت أن نفس الموقف صحيح بالنسبة للنباتات · ومنذ ذلك الوقت وقد أصبح مجال الراديوبيولوجيا من أعظم ميادين البحوث الوراثية السيتولوجية نشاطا ، وقد زاد فى تدعيمه فى السنين الأخيرة اكتشاف مصادر جديدة للاشعاعات وكذلك بسبب الحذر من امكان حدوث أضرار اشعاعية لقطاعات كبيرة من العشيرة بسبب التعرض المفاجىء للتفجيرات

الذرية أو التعرض المزمن لجرعات صغيرة مستمرة من الاشعاعات وقدكان من الطبيعي أن تتركز فى بادىء الامر دراسات آثار الاشعاع على النـــواحي الوراثيــة والسيتولوجية حيث ان هــذه هي أكثرها ســهولة في الادراك والتمييز ويمــكن الحصـــول على بيانات كمية مفيــدة ٠ وكان امتداد هـــذه الدراســات أخيرا الى المستويات الكيميائية الحيوية داخــل الخلية سببا فى اعطاء فكرة أحسن كثيرا عن عمق ودقة أضرار الاشعاعات وفى نفس الوقت عن طبيعة الانتشار الواسع لهذه الاضرار وقد هيأت المعلومات المستمدة أساسا سليما للعلاج بالاشعاعات ، فى نفس الوقت الذى مكنتنا فيه من أن نحصل على ادراك أعمق للنشاط والعمل داخل الخلية الحية

التغـــيرات التلقائيـــة

يهيىء استحداث التغيرات الكروموسومية بوسائل تجريبية الفرصة فى اجراء دراسات أعمق عن طبيعة تلك التغيرات التى تحدث تلقائيا فنحـــن نعرف مثلا أن جنسى الاونوثيرا والريو يتميزان بنظامين عجيبين من مركبات الانتقال ، وأن بداخل أنواع الدروسوفلا يظهر أنه يوجد عدد قليل نسبيا من الانتقالات فى نفس الوقت الذى توجد فيه انقلابات عديدة غير شـــاملة للسنترومير ، وأنها قد تكون فى بعض الأنواع أكثر انتشارا من البعض الآخر وفوق ذلك فانه ، داخل النوع الواحد المعين ، قد يكون احتمال اشتمال بعض الكروموسومات للانقلابات أعلى من باقى الكروموسومات فى النواة نفسها أما النطاطات ، فانها كمجموعة تكاد تكون خالية تقريبا من الانقلابات فى الطبيعة الا أن وجود أزواج غير متكافئة من الكروموسومات النظيرة ، التى تنشأ عادة من طرز أخرى من التغيرات ، شائع نوعا ما أما كيف تنشـــأ أنواع الشذوذ هذه ؟ أو ما هى معدلاتها فى الطبيعة ؟ أو ما هى درجة بقائها فى النوع تحت مختلف ظروف المنافسة ؟ أو ما هى الظروف التى تساعد على انتاجها ؟ فهذه وأسئلة أخرى غيرها من الصعب الاجابة عنها ولكن مع ذلك فانه من المؤكد تماما أن التغيرات الكروموسومية تلعب دورا فى تطور الكائنات ومن هذه الناحية فان موضوع انتاج هذه التغيرات يصـــبح ذا أهمية أساسية ٠

ولا يتيسر اجراء دراسة للتغيرات التلقائية فى التركيب البنـــائى للكروموسومات الا فى الكائنات التى يمكن فيها بسهولة فحص عدد كبيـــر

من الخلايا . حيث ان المعدلات المنخفضة لهذه التغيرات تفرض هذا كشرط ضرورى • وأكثر الدراسات الكمية المرضية هى التى أجريت على الترادسكانتيا (جايلز ١٩٤٠ أ ، ١٩٤١ ، ستيفنسن ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) وعلى البصل (نيكولز ١٩٤١) •

والمفروض أن لكل كائن معدله الخاص لنشأة التغيرات الكروموسومية التلقائية وهو معدل تحكمه عوامل داخلية وأخرى خارجية • وقد اهتم جايلز فى دراساته ، بصفة خاصة ، بمعدلات التغير فى أنواع الترادسكانتيا المختلفة والهجن النوعية بين أنواع معينة • وقد فحص كلا نوعى الترادسكانتيا باليودوزا وكاناليكيولاتا ، وهما نوعان ثنائيا المجموعة (٢س = ١٢) ، والنباتات الهجينة فى الجيلين الأول والثانى . وكان معدل التغيرات فى النوعين منخفضا تماما ، كما دل عليه فحص الكروموسومات أثناء الانقسام فى الأبواغ الصغيرة (جدول ١٠ ــ ١) ، ولكنه قد زاد الى ثلاثة أضعافه فى نباتات الجيل الثانى الهجينة • ويشير التباين بين أفراد الجيل الثانى (الواحد والعشرين) الى أن العوامل الوراثية التى تحكم ثبات الكروموسومات فى النوعين الأبويين قد حدث لها انعزال فى أفراد الجيل الأول الهجينة . فى حين دل المعدل الاعلى فى الهجن فى مجموعها على أن الحالة الهجينة نفسها كانت سببا فى عدم الاستقرار • هذه الحقائق وحدها تزيل أى شك فى أن التغيرات هى نتيجة للاشعاعات الموجودة طبيعيا • والواقع ، كما بينا فى الباب السابق ، أن الجرعة اليومية من الاشعاعات التى تتسلمها هذه النباتات كانت أقل بحوالى ١٨٠٠ مرة من الجرعة التى تفسر المعدلات التى وجدت •

وقد مد جايلز دراسته لتشمل نباتات ثلاثية ورباعية المجموعة فى نفس الجنس • وكانت النباتات الثلاثية المجموعة هجنا نوعية نتجت من تلقيح ترادسكانتيا باليودوزا ثنائية المجموعة مع ترادسكانتيا كاناليكيولاتا رباعية المجموعة • وكان معدل انفصامات الكروموسومات فى النوعين الثنائيى المجموعة ٠٦ر٠٪ ، وهى قيمة تتفق مع القيمة ٠٤ر٠٪ التى وجدت فى الدراسة السابقة • وقد أعطت الأنواع الرباعية المجموعة المعدل ١١ر٠٪ بينما كان متوسط المعدل فى النباتات الستة الثلاثية المجموعة ٧١ر٠٪ • وهكذا فان المعدل فى النباتات الثلاثية المجموعة كان حوالى ستة أضعاف المعدل فى النباتات الرباعية المجموعة وحوالى ١٢ ضعفا للمعدل فى النباتات الثنائية المجموعة •

واذا اعتبرت على أساس الخلية الواحدة فان نسبة التغيرات في النباتات الثنائية المجموعة الى الرباعية الى الثلاثية الهجينة كانت ١ : ٢ : ١٢ وأظهر ٥ر٥٪ من الخلايا في النباتات الثلاثية المجموعة تغيرات كروموسومية من نوع أو آخر ٠

جدول ١٠ ـ ١

معدل التغيرات الكروموسومية التلقائية في الترادسكانتيا

(من جايلز ١٩٤٠ أ و ١٩٤١)

النبات	عدد الكروموسومات التي فحصت	العدد الكلي للانفصامات	النسبة المئوية للانفصامات
ثنائية المجموعة غير هجينية	٧٥٧٤	٢	٠٤ر٠
نباتات الجيل الثاني (٢١)	٧٠٤٤٧	٨١	١٢ر٠
ثنائية المجموعة	١٠٤٠٨	٦	٠٦ر٠
ثلاثية المجموعة	١٩٤٤٧	١١٥	٧١ر٠
رباعية المجموعة	١٠٠٢٤	٨	١١ر٠

وتدل هذه النتائج بجلاء على أهمية الاستقرار الجيني في التحكم في سلوك الكروموسومات ٠ وحيث ان العدد الكروموسومي في الخلايا الجسمية في الأفراد الثلاثية المجموعة هو ١٨ وأن تكوين وحدات تزاوجية ثلاثية أثناء الانقسام الميوزي هو القاعدة (جايلز ١٩٤١) . فان توزيع الكروموسومات الى الأبواغ الصغيرة المختزلة العدد يجري بحيث يمكن أن تحتوي كل خلية على أي عدد من الكروموسومات من ٦ الى ١٢ ٠ والخلايا ذات الأعداد التي تقع بين هذين الحدين تكون غير متزنة وكثير منها غير قادر على الحياة ٠ ومما يدعم الاستخلاص بأن عدم الاتزان الجيني هو المسئول عن المعدل العالي للشذوذ في هذه الخلايا, المشاهدة في أن معدلات الشذوذ في الانقسامات الميتوزية في أطراف الجذور تكون واحدة في جوهرها في جميع النباتات ٠ وبالطبع لا يوجد في هذه الخلايا عدم اتزان ٠ وهناك دراسة أخرى مماثلة

نوعا ما ، فى الصور الثلاثية المجموعة في التوليب ، تدل ثانية على وجود معدل عال من الانفصامات التلقائية (دارلنجتون وآبكوت ١٩٤١) ٠

وقد أمكن ، فى الترادسكانتيا ، بيان دور التغذية فى حفظ استقرار الكروموسوم (ستيفنسن ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) ، حيث تزيد نسبة الانفصامات التلقائية زيادة كبيرة عندما تفتقر البيئة التى تزرع فيها النباتات الى الكالسيوم والمغنسيوم ٠ وهذه الظروف تزيد أيضا من حساسية الكروموسومات لأشعة — X ٠ ولا نعرف بالتأكيد للآن الدور الذى تلعبه هذه الايونات الثنائية التكافؤ فى حفظ سلامة الكروموسومات ولكن مازيا (١٩٥٤ أ) قد بين فوق ذلك أن كروموسومات الغدد اللعابية تنفصم الى كسرات صغيرة عند تعريضها لفعل الفرسين وهو عامل ماسك يربط الكالسيوم ٠

وهناك عامل آخر ، وهو العمر ، يحكم انتاج الانفصامات التلقائية ٠ ومن أبسط الطرق المتبعة فى بحث هذا الموضوع ، فحص الانقسام الخلوى فى أطراف الجذور النامية للبذور التى من أعمار مختلفة ٠ وقد أجرى نيكولز (١٩٤١) دراسته على البصل التجارى ، آليوم سيبا ٠ وكان هناك تباين كبير ، حتى فى البذور التى من عمر واحد ، والتى لم يراع تخزينها تحت نفس الظروف ٠ فكان المدى للنسب المئوية للشذوذ ، فى خمسة أصناف ، يتراوح بين ٦ر١ الى ٠ر١٣ ٠ وفى الحالات التى أمكن فيهادراسة بذور من نفس الصنف ، ولكن من أعمار مختلفة ، أظهرت البذور الأقدم ، بصفة عامة ، أعلى معدل للشذوذ (جدول ١٠ ــ ٢) ٠ ويمكننا فرض أنه فى خلايا البذور الكامنة أن انتاج التغيرات مستمر لا ينقطع (ليفان ولطفى ١٩٤٩) ٠ ولا ريب فى أن درجة الحرارة ودرجة الرطوبة أثناء التخزين تؤثران على هذا المعدل الا أن ميكانيكية الانفصام التلقائى للكروموسومات مازالت مجهولة ٠ ومن المشاهدات الشائعة أن بذور الفول ، فيشيا فابا ، من بعض المصادر يظهر بها معدل مرتفع شاذ لانفصام الكروموسومات فى الجذور الابتدائية والجانبية للبذور النابتة حيث نجد غالبا من ٥٧ الى ٧٠ فى المائة من الخلايا بها شذوذ ٠ وهذا صحيح بصفة خاصة فى البذور المنزرعة فى أمريكا ٠ أما البذور الانجليزية فيظهر أنها خالية نسبيا من مثل هذه التغيرات ٠

جدول ١٠ ـ ٢

معدلات الشذوذ التلقائي في بذور اصناف من الیــوم سیبا المخزونة لفترات مختلفة من الزمن

(من نيكولز ١٩٤١)

الصنف	عدد الكروموسومات التي فحصت	مجموع حالات الشذوذ	النسبة المئوية للشذوذ
استراسبورج أصفر (١٩٣٥)	٥١٢٠	٢٦	٥٠ر٠
استراسبورج أصفر (١٩٣٦)	٥١٨٤	١١	٢١ر٠
استراسبورج أصفر (١٩٣٨)	٤٠٠٠	٥	١٢ر٠
اســـــباني حلــو (١٩٣٦)	٩٣٧٦	٦٩	٧٣ر٠
اســـــباني حلــو (١٩٣٩)	٥٠٢٤	٨	١٥ر٠

وهناك ما يشير الى أن الجفاف قد يكون عاملا في زيادة معدل الشذوذ وذلك من المشاهدة بأنه حتى في أصناف البصل التي بها معدل مرتفع نوعا ما للشذوذ في الأطـراف الجذرية للبذور النابتة لم يوجـد بهـا شذوذ في الأطراف الجذرية الناتجة من أبصال نفس الصنف ٠

ويبدو أن للنباتات القدرة على التغلب على آثار الشذوذ وخفض معدلها في الانقسامات المتأخرة ، وكما يتبين من جدول (١٠ ـ ٣) نجد انخفاضا في المعـــدل كلما استطال الجـذر ، ومع ذلك فان نيكولز يشـير الى أن المعـــدل في البصل يبقى أعلى بكثير مما وجدهجايلز فيالاطرافالجذرية للترادسكانتيا وذلك حتى في النباتات التي وصل عمرها الى ستة شهور ٠ وقد يعـــزى هذا الفرق الى الخصائص الجينية لكل من الجنسين ٠ أما في الصور الأخرى فاننا نجد أن الخلايا التي تنقسم في شذوذ شائعة الى حد ما ٠ وهذا صحيح بوجـــه خاص في أنسجة معينة خبيثة تنقسم خلاياها في سرعة كبيرة كما في الأنواع المختلفة للورم الاستسقائي الزقي في الفأر ، حيث يكثر تكسير الكروموسومات وأدوار الانفصـــال الشـــاذة والخلايا ذات التعـــدد المجمـــوعي المرتفع (ليفان وهارشكا ١٩٥٣) ٠ على أنه يبدو أن بعض أنواع ورم الاستسقاء الزقي تكون خالية نسبيا من مثل هذا الشذوذ ٠

جدول ١٠ ـ ٣

معدل الشذوذ التلقائي في آليوم سيبا ، صنف برايزتيكر ، في المراحل المتتالية من تكوين ونمو الجذر (من نيكولز ١٩٤١)

طول الجذر	عدد الخلايا التي فحصت	النسبة المئوية للشذوذ
٢ ـ ٥ مم	٤٥٠	٤ر١٠
٧ ـ ٩ مم	٥٨	٦ر٦
١٠ ـ ١٢ مم	١٣٨	٨ر٥
٢٥ ـ ٣٠ مم	١٩٠	١ر٢
٨٠ ـ ١٠٠ مم	١١٦	٧ر١

أما في الانقسام الميوزى ، (حيث القوى التي تبذل مفعولها على الكروموسومات أكثر تنوعا في طبيعتها وربما في قوتها ، فان المرء ليتوقع أن يجد معدلات أعلى نسبيا للانفصامات التلقائية • ولكنه يبدو الى هذا التاريخ ، أن الدراسات الكاملة الى حد معقول تقتصر على التي أجريت على الهجين النجيلي العقيم المتعدد المجموعات ، بروموس ترينياي X بروموس ماريتيمس (٢ن = ٤٩) (والترز ١٩٥٠ ، ١٩٥١) وفي السلالات الطافرة في الذرة (بيدل ١٩٣٢ ج ، جونز ١٩٣٧ ، ١٩٤٠ ، ماكلنتوك ١٩٥١ ، ١٩٥٣) وفي السيلا (ريز ١٩٥٢) ، وفي البابونيا (ماركارت ١٩٥٢) ، وفي باريس (هاجا ١٩٥٣) • وقد وجد معدل مرتفع من الجسور الكروماتيدية (١ر١ للخلية الواحدة) في الدور الانفصالي الأول في هجين البروموس • ولا يمكن أن نعزو ذلك الى التزاوج الميوزى ولا الى تكوين الكيازمات حيث ان حدوث هاتين الظاهرتين كان منخفضا تماما • والظاهر أن الانفصامات تحدث في الكروموسومات المفردة ، في وقت ما أثناء الدور التمهيدى بعد تكاثر الكروموسوم حيث لم توجد غير تغيرات كروماتيدية (وليست كروموسومية) • ومما يدل على أن الحالة المفردة للكروموسومات (عدم التزاوج) هي التي يبدو أنها مسئولة عن ذلك ، رغم عدم تأكدنا من الكيفية التي تتم بها ، تلك الحقيقة في أن النبات

العديد المجموعات الخلطية المستحدث بالكولشسين من مضاعفة الهجين برومس ترينياى X برومس ماريتيمس (٢ن = ٩٨) كانت فيه الخصوبة عالية والانقسام الميوزى منتظما مع قليل من الكروموسومات المفردة كما كانت الانفصامات منخفضه كثيرا • ويقترح والترز احتمال حدوث تفاعل بين طائفتى الكروموسومات ، ترينياى وماريتيمس ، يحرك عمليات تؤدى الى انفصام الكروماتيدات • ولكن لا يوجد لدينا للآن أى دليل تجريبى أو مشاهد يهيىء سبيلا الى معرفة طبيعة هذه العمليات • غير أن دراسات أخرى مثل دراسات سيرز (١٩٥٢ أ . ب) فى القمح تشير ثانيا الى عدم استقرار الكروموسومات المفردة أثناء الانقسام الميوزى •

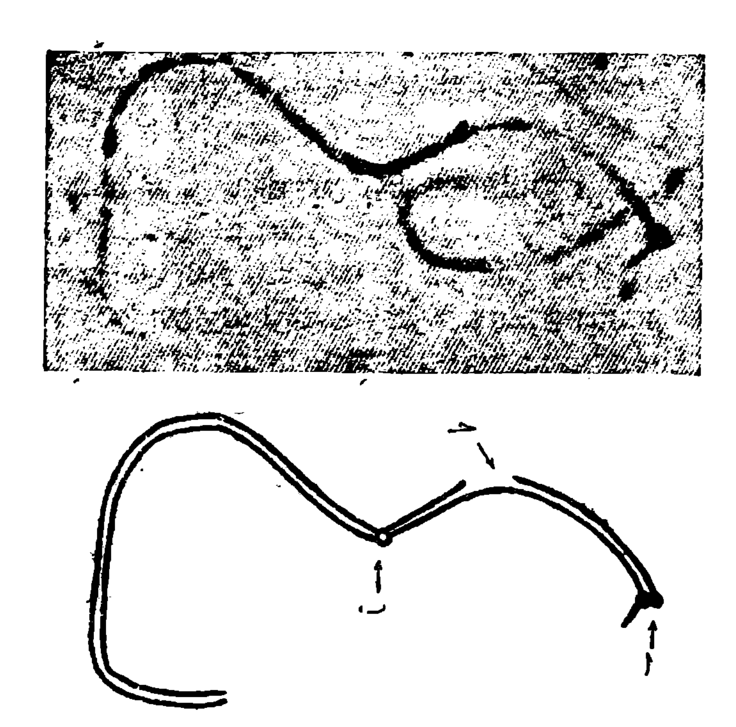
وفى سلالة الذرة التى بحثها بيدل ، نجد أن وقوع التغيرات التلقائية يحكمه الجين المتنحى « لزج » وهذا الجين موجود فى الكروموسوم الرابع ، وفى الحالة الأصيلة يكون مسئولا عن احداث شذوذ فى جميع الأنسجة مما ينتج عنه تقزم النباتات وظهور شرائط متغيرة المظهر فى الأوراق والسيقان والاجزاء الخاصة بالتكاثر والاندوسبرم • وقد شوهدت كروموسومات عديدة متغيرة فى الخلايا الميتوزية • وفى الدور الانفصالى الأول تلتصق الكروموسومات أحدها بالآخر وتتماسك ، وهذا هو سبب التسمية « لزج » وتنشأ التغيرات من التهتك الذى يحدث أثناء الحركة الانفصالية • وقد لوحظت أيضا زيادة فى عدد الطفرات التلقائية فى النسل الناتج من نباتات « لزج » • ولا يعرف على وجه التحقيق ما هو التغير الذى قد حدث لكى تنشأ عنه اللزوجة وما يترتب عليها من حالة عدم الاستقرار الكروموسومى والجينى • غير أنه يبدو أننا لا نذهب بعيدا اذا فرضنا أن حالة من التغير فى الحامض النووى هى السبب الأساسى لذلك •

وقد وصف جونز (١٩٣٧ ، ١٩٤٠) أيضا تغيرات اندوسبرمية فى الذرة تنشأ دون شك من تغير كروموسومى تلقائى • وهذه التغيرات ، كتلك الموجودة فى سلالة « لزج » فى الذرة ، تخضع للسيطرة الجينية • ويصل ارتفاع معدل التغيرات الى درجة تسمح باكتشافها سيتولوجيا (كلارك وكوبلاند ١٩٤٠) • وانه ليبدو أن انتقالات متبادلة تحدث بين كروموسومات غير نظيرة فتحدث فى الاندوسبرم بقع توصية نتيجة للانعزال الميتوزى • هذا الى جانب تغيرات أخرى تؤدى الى أطراف كروموسومية مفصومة غير مستقرة • وهذه تؤدى ، كما سنصفه فيما يلى ، الى تبادل دورى يمكن ، فى

حالة وسم الكروموسومات بطريقة مناسبة ، ادراكه من الطابع الموازيكي الذى يحدث فى الاندوسبرم أو فى الأجزاء الورقية ٠

وربما كانت أعظم الحالات التى تستدعى التنويه من حالات السيطرة الوراثية على انتاج التغيرات هى حالة نظام « المفكك ـ الحافز ، Ds - Ac » ، التى اكتشفتها فى الذرة ماكلنتوك (١٩٥٠ أ ، ب ، ١٩٥١ ، ١٩٥٣) ٠ وسنتناول فى باب قادم وصف الآثار الوراثية الشديدة لهذا النظام غير أن آثاره السيتولوجية تشمل اقتضابات وتكرارات وانقلابات وانتقالات وكروموسومات حلقية ٠ ويتألف هذا النظام ، الذى اكتشف أثناء دراسة لسلوك الأطراف المنفصمة فى الكروموسوم التاسع ، من وحدتين كروموسوميتين مفردتين ٠ وهاتان الوحدتان لا جينيتان بمعنى أنهما لا تؤديان وظيفتيهما ولا تدركان الا عن طريق عملهما على الجينات والمواقع الأخرى ٠ وهناك من الأسباب ما يدعو للاعتقاد بأنهما ذواتا طبيعية هتروكروماتينية ٠ على أنه يمكن تحديد موضعيهما فى الهيئة الكروموسومية عن طريق دراسات الارتباط ٠ وأكثر ما يستدعى الذكر هو الحقيقة فى أن لهما القدرة على الانتقال من موضع الى آخر فى الكروموسومات ، وأول موضع اكتشفت فيه Ds أو الموضع القياسى لها ، موقع أدنى (للسنترومير) من wx على الكروموسوم التاسع ٠ ولكن أمكن وجودها فى مناطق أخرى من نفس الكروموسوم وكذلك فى كروموسومات أخرى ٠ والمفروض أنها يمكنها الدخول الى أو الخروج من أى موضع فى الهيئة الكروموسومية ، وهذه ظاهرة اطلقت عليها ماكلنتوك اسم « التنقل » ٠ أما Ac فليس لها موضع قياسى ولكن لها القدرة مثل Ds على التنقل الى أى كروموسوم ٠

وكنظام مؤلف من وحدتين ، فان Ds تبعث على احداث تغيرات فى التعبير الجينى فى حين تحدد متى تحدث هذه التغيرات (أنظر باب ١٢) ، وفى غياب Ac لا يكون هناك أى أثر للوحدة Ds وان أحداث التنقل هى التى لها أهمية من الوجهة السيتولوجية ٠ حيث انه عند حدوث تنقل يقع انفصام عند موضع Ds ٠ وأى تغير يحدث يشمل دائما انفصاما عند موضع Ds السابق (شكل ١٠ ـ ١) ، ولهذا فان تنقل Ds من موضع الى آخر واحداث انفصام عند موضع Ds يتطابق حدوث كل منهما مع الآخر ٠ وهما فوق ذلك يتصلان بخلايا جسمية معينة ولا يحدثان الا عند مراحل من التكوين دقيقة التحديد ٠ والمعتقد أن هذا صحيح أيضا للموقع Ac ولكن تقرير ذلك أكثر صعوبة نوعا ما ٠



شكل ١٠ ـ ١ دور ضام فى الذرة يبين انفصاما فى الكروموسوم التاسع بينما توجد الوحدة Ds فى موضعها القياسى فى أحد النظيرين وغائبة فى الاخر فى الرسم التخطيطى تدل (أ) على العقدة الطرفية ، و (ب) على السنترومير ، و (ج) على الانفصام المشاهد ٠

أما من حيث ميكانيكية النظام الذى يؤدى الى التنقل فان ماكلنتوك (١٩٥٠ ب) تقترح أن هذا قد ينشأ من لزوجة الموقع Ds الهتروكروماتينى أثناء الدورة الخلوية وأن جهود الشد أثناء التحركات الكروموسومية تؤدى الى انفصام عند Ds ٠ ومن الممكن أن تنتقل Ds ككتلة من الهتروكروماتين من موقع الى آخر فى الهيئة الكروموسومية مع التئام الموقع الذى كانت تشغله دون الكشف عن نقص يمكن ادراكه . أو فى حالة توافر أطراف أخرى منفصمة يمكن أن يلتحم بها فى غير الموضع الطبيعى قد تؤدى الى تكوين تغير

ولا يعرف على وجه التأكيد حجم كل من الوحدتين Ac و Ds ويبدو أنهما ، فعلا ، تتغيران فى الحجم وخصوصا وأنه يعرف أن كل وحدة منهما يمكن أن يكون لها تأثيرات مختلفة على التعبير الجينى ٠ ولكن هناك

من الأدلة ما يشير الى أن الموقع Ac ، فى احدى الحالات ، قد يرتبط بكروموميرة شديدة الاصطباغ يمكن ادراكها فى الذراع القصيرة للكروموسوم التاسع (ماكلنتوك ١٩٥٠ ب) ٠

ومن الصعب تقرير ما اذا كان الانفصام التلقائى فى كروموسومات الأنواع الأخرى ينشأ من عمل نظام مماثل للموجود فى حالة Ds - Ac فى الذرة ، وبالطبع ، فان الذرة مادة صالحة على نحو خاص لادراك ودراسة مثل هذا النظام ٠ ولكن الآن وقد أوضحت وفسرت ماكلنتوك الحالة فى الذرة ، فقد يكون من المحتمل أن نجد أنواعا أخرى من التى تعرض عدم استقرار جينى تخضع لسيطرة وحدات مناظرة تقررها ٠

دورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر

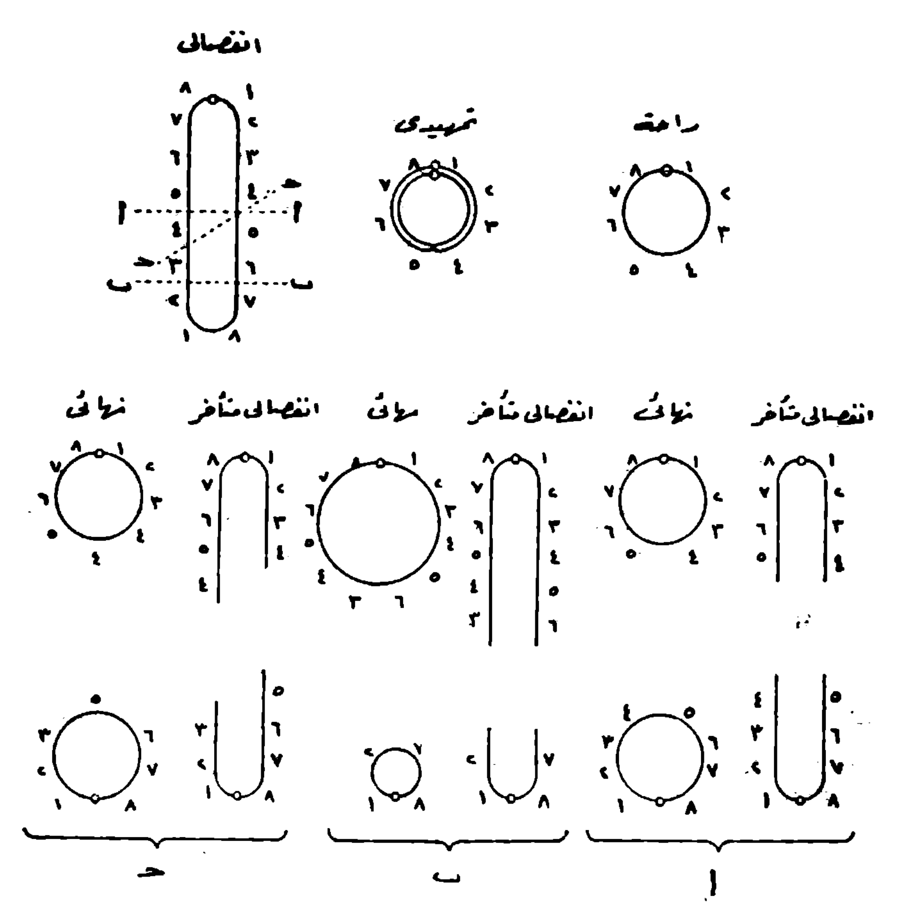
أدت الدراسات الكلاسيكية التى قامت بها ماكلنتوك (١٩٣٨ أ ، ب ، ١٩٤١ أ ، ب ، جـ ، ١٩٤٢ ، ١٩٤٤) عن سلوك الكروموسومات الحلقية وثنائيه السنترومير فى الذرة ، الى توضيح صورة سلوك ومصير الكروموسومات غير المستقرة ٠ وهذه التغيرات ، التى تكون ما يعرف بدورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر ، من نوعين ٠ ويتوقف ذلك على طراز الشذوذ الكروموسومى والنسيج الذى توجد فيه هذه الكروموسومات ، وتتميز بعد ذلك تبعا لنوع الالتحام الذى يحدث ٠

فالأول يتعلق بسلوك الكروموسومات الحلقية فى الانسجة الجسمية وهذه الكروموسومات ، التى تنتج عموما عن طريق أشعة X ولكنها قد تنشأ تلقائيا ، لا تحتفظ بنفسها دون تغيير خلال الأجيال الخلوية المتعاقبة ٠ وقد أمكن ماكلنتوك (١٩٣٨ ب) ، باستعمال كروموسوم حلقى موسوم بجينات سائدة فى وسط وراثى متنح ، أن تبين أن الحلقة قد تزيد فى الحجم بتكرار بعض أجزاء الحلقة الاصلية أو تنقص فى الحجم بسبب فقد بعض الأجزاء أو قد تفقد تماما أو قد توجد فى أعداد أكبر ٠ ولكى يتم حدوث هذا أو ذاك من الاحتمالين الأولين لابد من انفصام الحلقة ٠ وقد يقام الفرض بأن انفصام الحلقة متبوعا بالتئام الأطراف المنفصمة سوف يؤدى الى تكوين كروموسوم قضيبى الا أن حدوث هذا لم يشاهد البتة ٠ وعلى الرغم من معرفتنا بوقوع الانفصام ، سواء منه التلقائى أو المستحدث ، بالكروموسومات الحلقية فانه لا ينتج عن ذلك سوى كروموسومات حلقية ٠

ويبين الشكل (١٠ ـ ٢) كيفية سلوك الكروموسومات الحلقية فى الأنسجة الجسمية • فاذا كاثر الكروموسوم الحلقى نفسه وكون كروماتيدتين حلقيتين بحيث يمكن أن تنفصل الواحدة منهما عن الأخرى دون عائق أثناء الدور الانفصالى فانه لا ينتظر أى تغير فى التركيب • غير أنه فى بعض الاحيان يكون الكروموسوم الحلقى حلقة متصلة ضعف الاولى فى الحجم وثنائية السنترومير ، وهى حالة يمكن الحصول عليها عن طريق عبور بين الكروماتيدتين الشقيقتين أو عن طريق تكاثر الكروموسوم وهو فى حالة التواء • وفى بعض الأحيان الأخرى تتكون حلقتان متداخلتان • ولكى تنضم كل من هاتين الحلقتين الى نواة الدور النهائى الخاصة بها لابد من حدوث انفصام باحدى هاتين الحلقتين على الاقل • ويبدو أنه يحدث دائما التحام بين الطرفين المنفصمين أثناء الدور النهائى أو خلال دور الراحة • ولا ينتج عن هذا تغيير فى حجم الحلقة ولكن قد تتأخر الحلقتان المتداخلتان فى الانفصال وبهذا تتهيأ طريقة للفقدان أو قد يجدان معا طريقهما الى واحدة أو الى الأخرى من النواتين الشقيقتين •

وفى حالة تكوين الحلقة المتصلة فان موضع انفصامها أثناء الدور الانفصالى لا يكون ثابتا • ومبين فى شكل (١٠ ـ ٢) ثلاثة من الاحتمالات الممكنة ، يؤدى كل منها الى نتائج وراثية مختلفة تبعا لفقد أو تكرار المناطق الجينية المتناولة • ومن الجلى ، أنه كلما كان حجم الحلقة عند وقت التكاثر كبيرا، زاد معدل حدوث الحلقة المتصلة (الثنائية السنترومير) أو الحلقات المتداخلة وزادت درجة الموزايكية • أما الحلقات الصغيرة ففرصتها فى الضياع اكبر • ومن هذا ، يمكننا بسهولة فهم أسباب عدم استقرار الكروموسومات الحلقية •

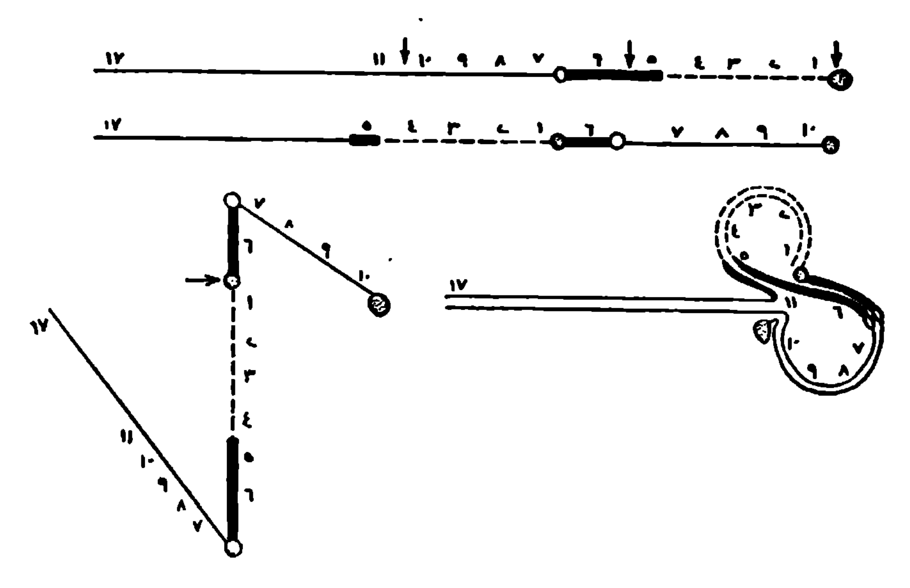
ويمكن اعتبار ما سبق ، أنه طراز السلوك الكروموسومى فى دورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر ، حيث ان اعادة التحام الأطراف المفصومة فى نواة الدور النهائى يتناول الكروموسومات العاملة غير المنقسمة وليس الكروماتيدات • ويمكن للطراز الكروماتيدى من هذه الدورة أن يحدث فى كل من الأنسجة الميوزية والميتوزية • ويمكن فهمه بكل سهوله اذا بحثنا منشأ ومصير هذه الكروموسومات الشاذة • وقد استنبطت ماكلنتوك (١٩٤١ جـ) ، مستخدمة تغيرا ترتيبيا فى الكروموسوم التاسع فى الذرة (شكل ١٠ ـ ٣) ، طريقة لتكوين كروموسوم ثنائى السنترومير وفى نفس الوقت يحتوى على كامل حيئته الجينية ، وعند وقوع الانفصام فى الدور الانفصالى فى مواضع معينة



شكل ١٠ ـ ٢ : تمثيل تخطيطى يبين الطريقة التى يمكن بها للكروموسومات الحلقية أن تتغير فى الشكل وفى التركيب الوراثى . (أعلى الى اليمين) حلقة غير منقسمة فى دور الراحة (أعلى فى الوسط) حلقة منشطرة بها عبور بين الخيطين الشقيقين (أعلى الى اليسار) حلقة ثنائية السنترومير مزدوجة الحجم حيث تمثل أ ، ب ، جـ ثلاثة مواضع ممكنة للانفصام أثناء الدور الانفصالى . (النصف الأسفل للشكل) نتائج الاحتمالات الثلاثة فى الدور الانفصالى المتأخر وفى الدور النهائى . تدل الأرقام على الأجزاء الفردية للحلقة . يتم الالتحام فى الأطراف المنفصمة للحلقة قبل وقوع الانشطار فى الحلقة . ويمكن اعتبار الدورة الكاملة كمثل لطراز السلوك الكروموسومى المعروف بالانفصام ـ الالتحام ـ الجسر .

تبقى الهيئـة الجينيـة للكروموسـوم كاملـة . ولكن يتضمن كل كروموسوم طرفا مفصوما . وتلتحم الكروماتيدتان الشقيقتان فى كل منهما خلال الدور التمهيدى للانقسام التالى ويؤدى ذلك ثانية الى تكوين كروموسوم ثنـائى السنترومير (شكل ١٠ ـ ٤) . ويستمر هذا الطراز من دورة الانفصام ـ

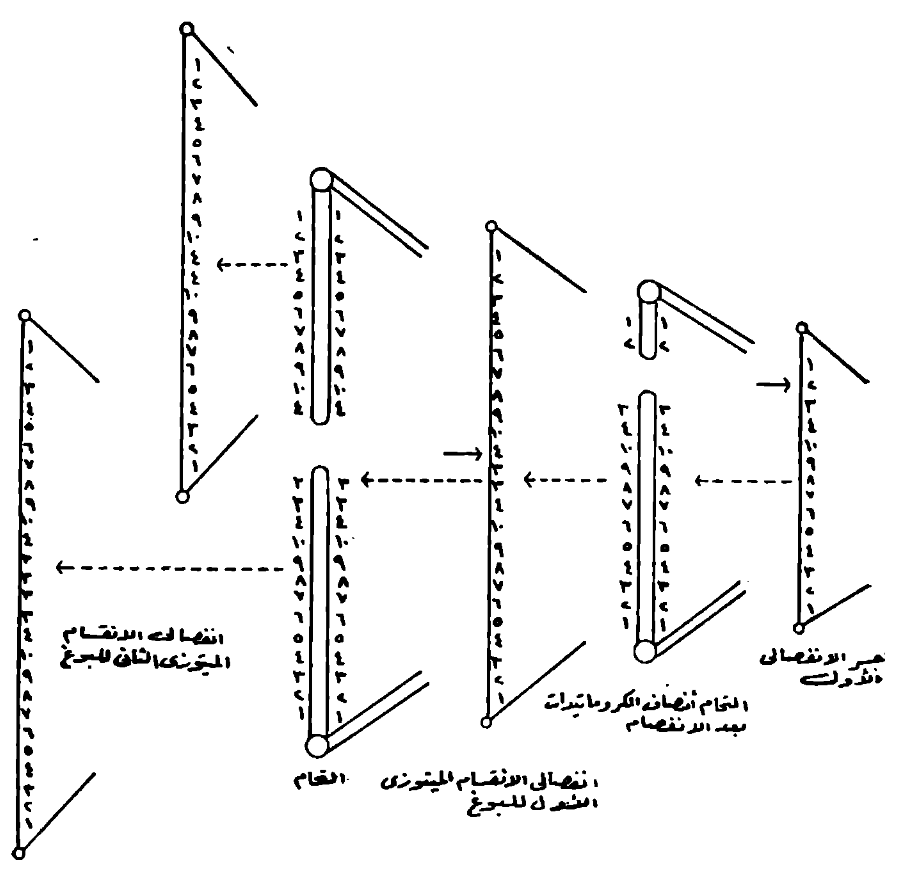
الالتحام ــ الجسر فى نسيج الطور الجاميطى ما دام التغير فى المحتوى الجينى لم يصل الى درجة كبيرة تسبب موت الخلايا الأحادية المجموعة ·



شكل ١٠ ــ ٣ : تنظيم جديد فى الكروموسوم التاسع فى الذرة مع التشكيلين الناتجين من هذا التنظيم فى الدور الضام وفى الدور الانفصالى الاول · (أعلى) الكروموسوم التاسع العادى وقد بينت مواضع الانفصام بأسهم · وتحته مباشرة الكروموسوم التاسع بالتنظيم الجديد · (الى اليمين) التشكيل فى الدور الضام حيث يتم التلاصق التام بين النظيرين غير المتماثلين (تنظيميا) · (الى اليمين) الجسر الثنائى السنترومير فى الدور الانفصالى الأول والذى يتكون عند حدوث عبور فى المنطقة من ١ الى ٤ · واذا حدث انفصام الجسر عند الموضع المبين بالسهم ، ينتج كروموسوم تاسع ذو طرف مفصوم بكامل هيئته الجينية ·

فاذا نجحت أمثال هذه الكروموسومات فى المرور خلال بضعة الانقسامات التى تؤدى الى تكوين الخلايا الاسبرمية فانه يمكن ادخالها الى نسيج الطور البوغى عن طريق اخصاب البيضة أو الى نسيج الاندوسبرم عن طريق الاتحاد مع نواة الاندماج · وفى نسيج الطور البوغى تندمل الأطراف المفصومة وتقف الدورة ، أما فى الاندوسبرم فتستمر الدورة كما يستدل من الحالةالموزايكية التى يمكن احداثها · غير أنه من الممكن أن يلتحم طرف مفصوم فى البيضة بطرف مفصوم مستمد من الاسبرم ويدخل الكروموسوم الثنائى السنترومير المتكون فى طراز السلوك الكروموسومى لدورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر (ماكلنتوك ١٩٤٢) · ولا يعرف لماذا يسلك نفس الكروموسوم المنفصم

مسلكا مختلفا فى النسيجين المختلفين ولكن قد يكون تفسير ذلك فى اختلاف الفسيولوجية فى كل من النسيجين ٠



شكل ١٠ ــ ٤ : تمثيل تخطيطى لدورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر من الطرازالكروماتيدى كما تحدث عند تكوين الجاميطات عقب تكوين كروماتيده ثنائية السنترومير نتيجة لعبور داخل انقلاب ٠ مواضع الانفصام مبينة بأسهم متصلة بالخطوط ٠ تستمر دورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر أثناء تكوين الاندوسبرم ولكنها تقف عندما تشترك جاميطة تحمل الكروموسوم المنفصم فى عملية اخصاب لتكون زيجوتا ٠

ويمكن أحيانا أن يؤدى العبور فى الكروموسومات العادية الى نشأة دورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر الكروماتيدية ٠ واحدى هذه الحالات هى التى تتناول الكروموسوم السادس فى الذرة والذى يحمل المنظم النويى فى ذراعه القصيرة (ماكلنتوك ١٩٤١ ب) ٠ فالكيازمات لا تتكون الا نادرا فى

هذه الذراع . ولكن حين تكونها تمنع منطقة النوية انزلاقها خلال المنطقة . والمفروض أن النوية نفسها أو المنظم النوبى الهتروكروماتينى هو السبب فى ذلك • واذا وصلت قوة الانزلاق الى درجة كافية فانه يحدث انفصام عند موضع المنظم ويتم الالتحام بين الكروماتيدتين ويتكون جسر عند الدور الانفصالى • كما أن انتقال منطقة المنظم النوبى الى الذراع الطويلة لكروموسوم آخر ، مما يهيىء الى نسبة أكبر من العبور ، يؤدى الى معدل مرتفع جدا من جسور الدور الانفصالى •

وهناك طراز آخر من الشذوذ الذى يتضمن التحام الكروماتيدات المنفصمة وهو الذى يتلو عبورا غيرنظيرى فى الكروموسومات المفردة (ماكلنتوك ١٩٤١ ب) فالكروموسومات المفردة تنطبق على نفسها لتتزاوج أجزاؤها لا نظيريا وفى هذه الحالة قد يجرى بها أيضا عبور • ومن ذلك يمكن الحصول على انقلابات وحلقات وقضبان لاسنتروميرية وكذلك حلقات سنتروميرية ، كما أن هذه العملية قد تكون الأصل فى منشأ جزء من طرز الشذوذ التى تحدث تلقائيا ، وبالأخص فى الكائنات التى بها هيئات كروموسومية غير متزنة •

وقد وصفت كروموسومات أخرى ثنائية السنترومير تقع فى أنواع مختلفة فوصفها سيرز و كامارا (١٩٥٢) فى القمح ، ودارلنجتون ووايلى (١٩٥٣) فى الهياسنت ، وكولر (١٩٥٣) فى ورم فى الفأر • وللحالة التى وصفها سيرز وكامارا أهمية خاصة فى أن سلوك الكروموسوم الثنائى السنترومير أثناء الانقسام الميوزى يدل على أن السنتروميرين مختلفان فى القوة • ولما كان الكروموسوم قد نشأ من كروموسوم صنوى الذراعين ، للذراع القصيرة من الكروموسوم السابع فى تريتيكوم آستيفم ، فان الكروموسوم الثنائى السنترومير يكون ذا تركيب يجعل أجزاءه الثلاثة بالنسبة ٣٠ : ١٠ : ١ ، ويكون سلوكه فى الانقسام الميوزى ، بصفة عامة مشابها لسلوك وحدة ثنائية حيث يقابل كل من سنتروميرية الآخر فى التوجيه، غير أن السنترومير الطريفى يفشل فى القيام بعمله على الوجه الأكمل ، ويمر الكروموسوم الثنائى السنترومير بأكمله الى واحدة من نواتى الدور النهائى أما الانقسام الثانى فيكون ميتوزيا فى طبيعته ويمر سنتروميرى كل كروماتيدة معا الى نفس القطب • ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفى الا حينما يتعارض مع زميله القوى ، والضعف الكامن به يبدو أنه ذاتى وليس موضعيا ،

ناجما من واقع نشأته من كروموسوم صنوى الذراعين عن طريق انقسام خاطىء للسنترومير ، حيث قد ينقصه بالفعل مادة السنترومير الطبيعى ولكن دون فقده تماما لقوته فى الحركة ·

سلوك الكروموسومات الطرفية السنترومير

خيم الشك مدة من الزمن على الحقيقة فى أن جميع الكروموسومات الطبيعية السلوك ذات ذراعين ، أى أنه يجب أن تنتهى الذراع بجزء من الكروماتين وليس بسنترومير · ومن الاستثناءات الواضحة لذلك طراز الكروموسوم الذى وصفه كلفلند (١٩٤٩) فى البروتوزوا · وربما أن تحقق الاستقرار فى هذه الحالة يرجع الى الحقيقة فى أن السنترومير متصل بصفة مستمرة تقريبا بالسنتريول · وفى الكائنات الأخرى لا تكون الكروموسومات الطرفية السنترومير مستقرة · وربما ترجع ندرتها النسبية فى الطبيعة الى الواقع فى أنها تستبعد بسرعة من العشيرة التى قد تنشأ فيها عن طريق المصادفة ·

وقد وصف رودز (١٩٤٠) بالتفصيل سلوك مثل هذا الكروموسوم الطرفى السنترومير الذى نشأ فى سلالة من الذرة ثلاثية الكروموسوم الخامس· وينقص هذا الكروموسوم الذراع الطويلة وينتهى بسنترومير (ولا يعرف ما اذا كان السنترومير كله موجودا أو جزء منه فقط) · ولما كان جين bm (بنى العرق الوسطى) يقع قريبا من السنترومير فى الذراع القصيرة ، فانه يمكن تتبع فقده فى النسيج الجسمى · وفى حالة امتداد شرائط من هذا النسيج الشاذ الى الشوشة فانه يمكن دراسة الكروموسوم المتغير فى الدور الضام · وقد وضح أن التغيرات فى هذا الكروموسوم قد ظهرت بوفرة نوعا ما ، فوجد منها الكسر الصغيرة الطرفية السنترومير والكروموسومات الصغيرة الطريفية السنترومير والكروموسومات الصنوية الذراعين · وربما تكون الكروموسومات الصنوية الذراعين قد نشأت عن انقسام خاطىء للسنترومير ولكننا لا نعرف شيئا عن نشأة الطرز الاخرى ·وكذلك لا نعرف عن ثقة لماذا يكون السنترومير الطرفى عديم الاستقرار الا اذا فرضنا أن المادة التى يتكون منها السنترومير عديمة الاستقرار أساسا ، وتبعا لذلك فانه لابد من أن يغرس داخل مادة كروماتينية توجه مستوى انقسامه وتضفى عليه حالة من الاستقرار ·

التغيرات الكروموسومية المستحدثة

شهد ربع القرن الماضي قدرا ضخما من البحوث الخاصة بالتأثيرات السيتولوجية لشتى الاشعاعات • وما سجلته المراجع عن هذا الموضوع تفيض به المجلدات ولا يخلو غالبا من التعقيد • ولكنا قد عرفنا الكثير عن سلوك وتركيب الكروموسومات خلال استجابتها للاشعاعات المختلفة • ومع أن الكثير من أنواع الشذوذ قد أنتجت خصيصا لدراسة مشاكل أخرى ـ تأثير الموضع وتأثير الجرعات المختلفة ووضع الخرائط السيتولوجية ـ الا أن جزءا كبيرا من المعلومات التى جمعت قد هيأت لنا فهما أوسع للكيفية التى تؤثر بها الاشعاعات على الخلية الحية • وقد برهنت معدلات وطرز الشذوذ على أنها وحدات قياس فعالة فى التقييم السيتولوجى لأضرار الاشعاع • وهذه البيانات ، الى جانب تلك المأخوذة من دراسات وراثية وفسيولوجية مناظرة ، قد هيأت بعض الآراء عن الكيفية التى قد تقتل بها الخلية أو تتغير ـ بصفة مؤقتة أو مستديمة ـ بوساطة الاشعاعات •

ولا تخفى الأهمية العملية لهذه الدراسات من وجهة نظر العلاج الطبى والوقاية من الاشعاعات • ومع هذا فهناك موضوعات أساسية أخرى عن التركيب البنائى للخلية ووظائفها ، لا تقل اثارة للاهتمام عما ذكر ، يمكن توضيحها عن طريق استخدام تكنيك الاشعاعات • وكان لمولر (١٩٢٨) وآلتنبرج (١٩٢٨) وستادلر (١٩٢٨) فضل بدء العمل الذى أدى الى تناول وبحث تأثيرات الاشعاعات على نحو كمى • وتجد فى مؤلفات لى(١٩٥٥) ونيكسون (١٩٥٢) وباك والكسندر (١٩٥٥) وهولاندر (١٩٥٤ ، ١٩٥٥) وكذلك فى استعراض لكاتشسايد (١٩٤٨) أحدث النتائج وأكثرها استفاضة •

وحديثا قد وجد أنه يمكن أيضا باستخدام وسائل كيميائية استحداث تأثيرات وراثية سيتولوجية مماثلة للتى تستحدث بالاشعاعات • وقد أعقب دراستى أورباخ وأولكرز الرائدتين ، على غاز الخردل واليوريثين على الترتيب ، دراسات لآخرين كثيرين ، وقد تبين أن مجموعة واسعة متنوعة من المركبات الكيميائية التى لا يبدو بينها علاقة أثبتت أنها عوامل مطفرة فعالة • ولم تكن تأثيراتها متماثلة دائما ، ويظهر أن عددا من الكيماويات أكثر نوعية فى مفعولها على فصم الكروموسومات من الاشعاعات المؤينة التى تستخدم

عامة فى ذلك • والأمل معقود على أنه سوف تكشف عوامل كيميائية ذات مفعول نوعى معروف وتكون مطفرة على نحو موجه معين قد يصل فى ارتفاع درجة نوعيته الى الدرجة التى تعرضها الانتيجينات ، ولكن ليس هناك أى دليل ينبىء على نحو مؤكد بتحقيق هذا الأمل •

الاشعاعات الفعالة

يمكن ، للتبسيط ، تقسيم الاشعاعات التى لها القدرة على استحداث أنواع الشذوذ الكروموسومى الى مؤينة وغير مؤينة • فأشعة ألفا ، وبيتا ، وجاما من المصادر المشعة ، وأشعة -X والبروتونات ، والنيوترونات ، جميعها من الطراز المؤين بينما أشعة مافوق البنفسجى ذات الأطوال الفعالة للموجة ، أى ما بين ١٨٥٠ ـ ٣٠٠٠ انجستروم غير مؤينة •

وتحقق الاشعاعات المؤينة تأثيراتها بفضل الحقيقة فى أنها اما أن تكون هى نفسها حبيبية واما أنها تطلق من الذرات التى تصيبها ، أو التى تمتص داخلها ، حبيبات مؤينة • ولا تتوزع الذرات المؤينة ، أو الأيونات ، توزيعا عشوائيا فى المادة المشععة ولكنها تميل الى أن تقع فى مسارات يتوقف طول كل منها على السرعة الابتدائية للحبيبة المؤينة (أى على طاقتها الابتدائية) وكذلك على كتلتها • وهكذا فان البروتون والالكترون المتساويين فى الطاقة يحدثان نفس معدل التأين على مدى طول المسار ، ولكن البروتون يسير مسافات أطول كثيرا بسبب كتلته الكبرى ، وتعتمد أيضا المسافات البينية التى تفصل أزواج الأيونات على مدى طول المسار ، على الطاقة والكتلة مقدار الشحنة للحبيبة المؤينة • ولما كان مرور الحبيبة خلال المادة يتسبب فى ابطاء سرعتها تدريجيا فان عدد التصادمات يزداد ، وتميل أزواج الأيونات الى أن تكون متقاربة بعضها من بعض فتحدث عند نهاية المسار « ذيلا » من التأين الكثيف • ونتيجة لذلك فان التأين الناتج من حبيبات ألفا أو البروتونات تكون أشد كثافة من التأين الناتج من الأيونات التى تتسبب فى انطلاقها أشعة -X أو أشعة جاما • وهناك ، كما سنبين فيما بعد ، كل ما يدعو الى الاعتقاد بأن الاشعاعات المؤينة تحدث آثارها نتيجة لمسارات التأين وأنه كلما كان المسار أشد كثافة كان الاشعاع أشد أثرا ، على الأقل فى حدود مادية معينة •

والأشعة ما فوق البنفسجي ليست مؤينة ولها القدرة فقط على رفع الذرات والجزئيات الى درجات أعلى من الحالة الطاقية ، عن طريق الاثارة ٠ ومن الممكن في مثل هذه الظروف تفكيك بعض الروابط الجزيئية المعينة ٠ وعلى أساس طاقى ، فان الأشعة فوق البنفسجية أقل كثيرا من الأشعاعات المؤينة فى كفاءتها فى احداث التغيرات التركيبية فى الكروموسومات ولكن هذا النقص يعوضه الحقيقة فى أن أشعة فوق ما البنفسجى تمتصها انتقائيا البروتينات النووية فى الكروموسومات ، وأنه من الممكن الحصول على أطوال موجية وحيدة اللون على درجة عالية من النقاوة نسبيا لاجراء دراسات مقارنة عن الفاعلية ٠ ومن مثل هذه الدراسات يمكن الحصول على معلومات خاصة بالعناصر الممتصة فى الكروموسومات ٠ ولفصل الأطوال الموجية فيما بين ٢٠٠٠ ، ٣٠٠٠ أنجستروم يلزم استعمال موحدات لونية ذات ناتج عال نسبيا من الطاقة من أقواس زئبقية عالية الضغط ذات مقطع شعيرى ، ولكن يمكن توفير مصدر سهل المنال للطاقة ذات ٢٥٣٧ أنجستروم من مصابيح بخار الزئبق ذات الضغط المنخفض والتى تستعمل عادة لأغراض التعقيم ٠

وتقاس عموما جرعات أشعة -X وأشعة جاما وأشعة بيتا وأشعة الفا بوحدات رونتجن (r) وهى جرعة الاشعاع التى تحدث شحنة تعادل وحدة استاتيكهربية (e.s.u) فى ٠٫٠٠١٢٩٢ جم من الهواء (= ١ سم٣ من الهواء فى درجة الحرارة والضغط القياسيين) ٠ وعن التأين ، فان وحدة رونتجن تحدث تأينين فى كل ميكرون مكعب من النسيج ٠ وتقاس أشعة بيتا وهى تدفقات من الألكترودات ، بالمعادل الفيزيائى للرونتجن (ريب ، rep) على أساس أن الريب الواحد هو تلك الوحدة لامتصاص الطاقة التى تعادل ٩٣ أرج/جرام من النسيج ٠ وعلى هذا يكون الريب الواحد مساويا لوحدة رونتجنية واحدة من أشعة -X ٠

أما قياس الجرعات النيوترونية ، فهو أكثر صعوبة نوعا، وقداستعملت فى قياسها عدة وحدات للطاقة ٠ ففى أمريكا ، شاع استعمال وحدة -n وهى تعادل ٢٫٥ وحدة رونتجنية من أشعة -X أو أشعة جاما ٠ كما وضع ل ٠ هـ ٠ جراى الوحدة -V تعادل الطاقة الممتصة لوحدة رونتجنية واحدة من أشعة -X ، ويمكن بسهولة أجراء مقارنات عن الفاعلية البيولوجية ، بصرف النظر عن طراز الأشعة ، بتحويل جميع جرعات الاشعاعات المؤينة الى وحدات ريب ٠

ونحيل الطالب الذى يرغب فى عرض كامل لفيزياء الاشعاعات الفعالة بيولوجيا الى كتاب لى (١٩٥٥) ٠

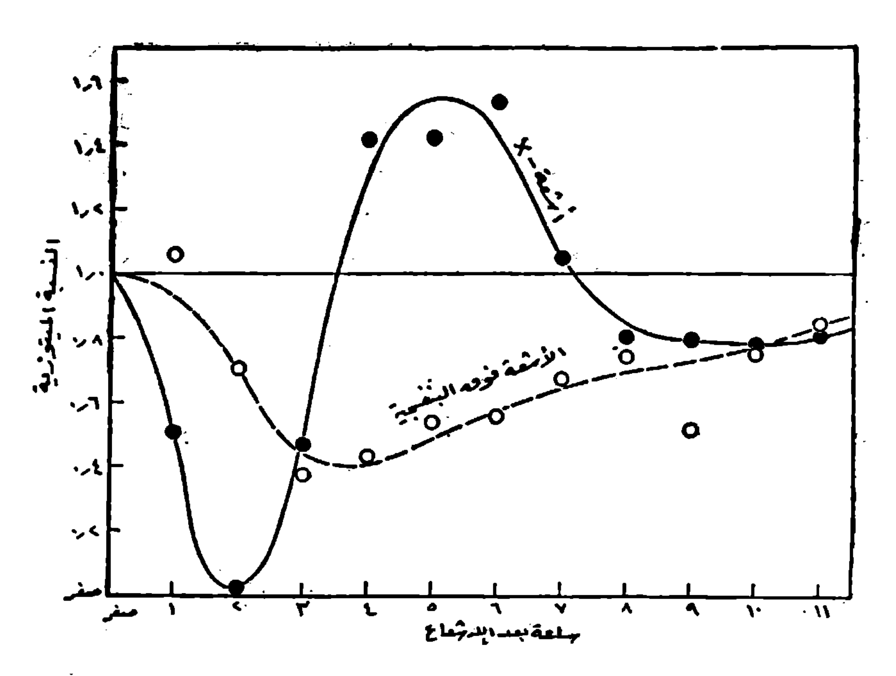
التأثيرات العامة للاشعاعات على الخلايا

بالاضافة الى معدل حدوث التغيرات الكروموسومية فانه يمكن تقدير ضرر الاشعاع للخلية بوسائل أخرى مختلفة ، مثلا ، هبوط فى النشاط الميتوزى ، وهبوط فى عملية تخليق الحامض النووى الديزوكسى ريبوزى وتغيرات مورفولوجية مختلفة ، الى جانب لزوجة الكروموسومات فى الدورين الاستوائى والانفصالى ٠

وقد درس هبوط النشاط الميتوزى ، نتيجة للاشعاعات فى كائنات شتى ٠ والتقدير الدقيق لمقدار التأثير يكون معقدا تماما فى حالة دراسة أنسجة مثل القرنية فى الفقاريات ، أو الاطراف الجذرية فى النباتات ٠ بسبب احتمال وجود تأخير فى ظهور التأثير ، وبسبب أن ابلال الخلايا ورجوعها الى حالتها الطبيعية قد يستغرق فترات مختلفة من الوقت تبعا للجرعة المستعملة وحساسية الخلايا موضع الدراسة ٠ غير أن كارلسون (١٩٥٠ ، ١٩٥٤ وكارلسون وهولاندر ١٩٤٤) قد تجنبا هذه الصعوبات باستعمال خلايا النيوروبلاست فى أجنة النطاط ، التى يمكن فحصها وتتبعها بالمجهر الضوئى ٠ وقد أيدا ، بصفة عامة ، الدراسات التى أجريت على الأنسجة فى نفس الوقت الذى كشفا فيه عن فروق واضحة فى حساسية المراحل المختلفة فى دور الخلية ٠

وبالرغم من أنه يمكن مشاهدة ظهور كبت الانقسام الميتوزى بعد جرعات صغيرة قد تصل الى أربع وحدات رونتجنية من أشعة -X ، فان جرعة تبلغ ٨٠٠٠ رونتجن تسمح لبعض خلايا النيوروبلاست أن تمر خلال دورة خلوية كاملة ، حتى ولو كانت شاذة ٠ ويبين الشكل (١٠ ــ ٥) هبوط النشاط الذى تحدثه ١٥ رونتجن من أشعة -X و ٦٠٠٠ أرج/سم٢ من أشعة ما فوق البنفسجى ذات طول موجى ٢٥٣٧ أنجستروما ٠ ففى حالة أشعة -X ، كانت هناك موجة معوضة من الانقسام الخلوى عقب الهبوط مما يدل على أن الخلايا قد توقفت عند مرحلة حرجة ثم تابعت هذه الخلايا المتأخرة الانقسام معا كمجموعة مما جعل الأمر يبدو وكأنه فى معدل الانقسام الميتوزى ٠ وحددت المرحلة الحرجة بأنها الدور التمهيدى المتأخر قبيل تفكك

وانحلال الغشاء النووى • والخلايا التى تكون قد تركت هذه المرحلة لا تتأخر كثيرا الا فى الحالات التى تحدث فيها لزوجة فى الكروموسومات تعرقل انفصال الكروماتيدات • أما الخلايا التى لم تكن قد وصلت بعد الى المرحلة الحرجة فتعرض ارتداد فى السلوك الميتوزى حيث انها تتراجع الى مرحلة سابقة فى الدور التمهيدى • وفى الحالة التى تكون فيها الجرعة المعطاة منخفضة ، فان الخلايا المتأهبة للدخول فى عملية الانقسام الميتوزى لا تحرم من ذلك وتستأنف هى والخلايا الأخرى التى توقفت ، الانقسام معا كمجموعة، مما يفسر الارتفاع المعوض فى العد الميتوزى •



شكل ١٠ ــ ٥ : مقارنة تاثيرات اشعة ما فوق البنفسجى (٢٥٣٧ أنجستروما) واشعة X- على الانقسام الخلوى فى خلايا النيوروبلاست فى جنين النطاط تعتبر النسبة ١٫٠ هى النسبة الميتوزية الطبيعية • الأشعة فوق البنفسجية ٦٠٠٠ ارج/سم٢ واشعة X- ١٥ رونتجن •

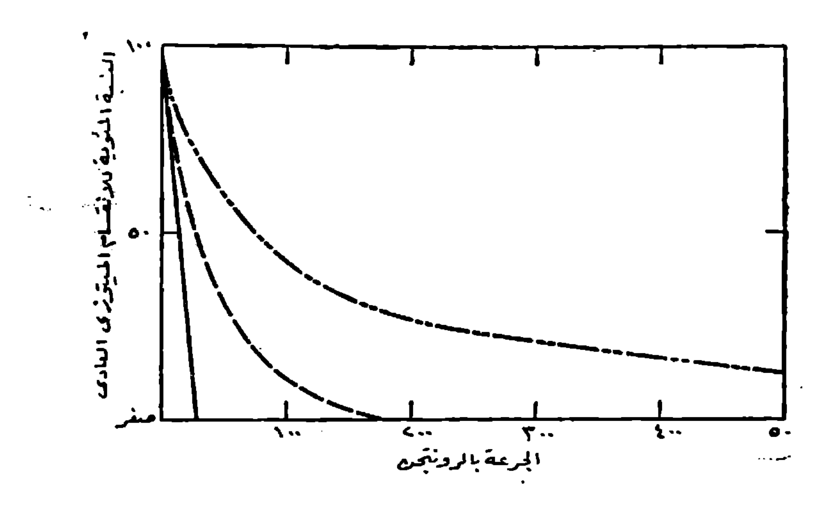
ونتيجة لذلك فاننا ، أثناء فترة التعويض عندما يكون المعدل الميتوزى أعلى من الطبيعى ، نجد أنفسنا أمام خليط من الخلايا التى شععت وهى فى مراحل متباينة من الدورة الخلوية • ولو لم تكن ظروف الارتداد وتفسيرها

معروفين لحصلنا من هذه البيانات على انطباع خاطىء عن حساسية الخلية وتحفيز الانقسام الميتوزى . وتدعم دراسة مماثلة للأبواغ الصغيرة المشععة فى الترادسكانتيا رأى كارلسون الخاص بوجود مرحلة حرجة فى الدور التمهيدى (بيتى وبيتى ١٩٥٤) ، فى حين أن دراسات سابقة لذلك تدل على أن الفترة الحساسة تختلف من كائن الى آخر (جيز ١٩٤٧) . على أن هذه الفترة تقع فى الترادسكانتيا فى وسط الدور التمهيدى وليس فى آخره .

ويدل الشكل (١٠ ـ ٥) على أن أشعة ما فوق البنفسجي ليس لها نفس التأثير فليس هناك ارتفاع معوض . كما وجد أن أشد المراحل حساسية هو الدور التمهيدى المبكر وليس المتأخر (كارلسون وهولاندر ١٩٤٤) . أما عن المراحل ابتداء من الدور التمهيدى المتأخر وما يليه ، فلم يكن للجرعات التى وصلت فى ارتفاعها الى ٣٦٠٠٠ أرج/سم٢ ، الا تأثير طفيف فى تعطيل الانقسام ، تمتص بشدة الأحماض النوويه الموجودة فى الخلية أشعة ما فوق البنفسجي التى بهذا الطول للموجة . ولكن لا يوجد دليل حاسم يبين ما اذا كان DNA النواة أو RNA السيتوبلازم هو المسئول عن التثبيط . ومع ذلك فانه يستدل على وجود امتصاص فى البروتين من الحقيقة بأن التثبيط الناشىء من أشعة ما فوق البنفسجي بالطول الموجى ٢٢٥٠ انجستروما أشد منه لنفس الأشعة بالطول الموجى ٢٥٣٧ أنجستروما ، كما قدم الاقتراح بأن السبب هو منع تكوين المغزل (كارلسون وهولاندر ١٩٤٨) . أما فى حالة أشعة X- فان جزءا من التثبيط ، على الأقل ، يكون غير مباشر حيث أن الأكسجين عامل ضرورى فى تحقيق التعبير الكامل للتأثير (جولدين ونيكس وموشمان ١٩٥٣) .

وعلى الرغم من أن البيانات التى أمكن الحصول عليها من خلايا النيوروبلاست والأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا تتفق وصفيا جيدا مع البيانات التى نتجت من مصادر واسعة الاختلاف من الانسجة والانواع ، فانه من الواضح تماما أن حساسية الخلايا فى الأنواع المتباينة تختلف الى درجة كبيرة . وتتمتع الكائنات الدقيقة بصفة خاصة بمقاومة عالية للاشعاعات حتى أثناء الانقسام الخلوى . على أنه من الناحية الأخرى نجد الأنسجة الجنينية والمرستيمية شديدة الحساسية للاشعاعات من حيث تثبيط حدوث الانقسام الميتوزى . ويبين الشكل (١٠ ـ ٦) الفروق بين الأنسجة من حيث الحماسية ولكن لما كانت هذه المنحنيات مستمدة من تجارب مختلفة ، قد

تتباين فيها الظروف المزرعية ومراحل الانقسام عند وقت التعريض ، فانه لا يمكن استخلاص نتائج صحيحة عن درجة الحساسية المضبوطة • على أنه يمكن ، بوجه عام ، ذكر أنه كلما كان النسيج أكثر نشاطا ميتوزيا وأيضيا زاد احتمال حساسيته للاشعاعات ، وفى نفس الكائن يكون تثبيط الانقسام الميوزى أشد من تثبيط الانقسام الميتوزى • وترتيب حساسية الخلايا المنقسمة ترتيبيا نزوليا فى الترادسكانتيا هو كما يلى : الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ثم الأبواغ الصغيرة ثم خلايا الأطراف الجذرية ثم الانابيب اللقاحية •

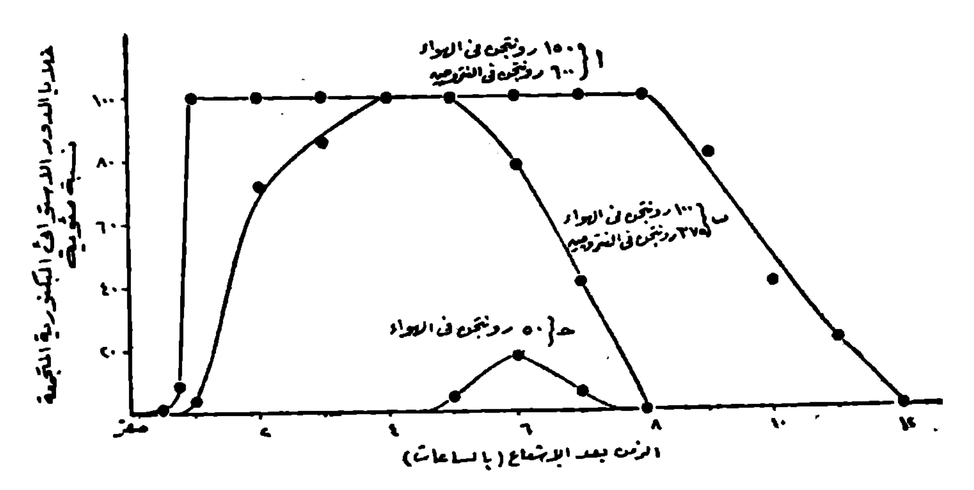


شكل ١٠ ــ ٦ : العلاقة بين جرعة الاشعاع وبين الحد الأقصى لتثبيط النشاط الميتوزى • يمثل الخط المتصل هذه العلاقة فى خلايا النيوروبلاست فى النطاط والخط المتقطع فى خلايا الشبكية النامية فى الجرذ والخط ذو الشرط والنقط فى خلايا الفيبروبلاست فى نقف الدجاج •

وتشير دراسات الأشعة فوق البنفسجية (كارلسون و هولاندر ١٩٤٨) الى أن امتصاص بروتينات الخلية لها (وعلى الأخص بجزء البروتين المعد للدخول فى تركيب المغزل) هو أحد الأسباب البادئة للتثبيط الميتوزى • وليس هناك شك فى أن الاشعاعات تعطل أيضا وظائف أخرى أيضية فى الخلية • ويستدل على هذا من المشاهدة بأن الجرعات المنخفضة نسبيا من أشعة -X (١٤٠ رونتجن) تكبت تخليق DNA فى الأطراف الجذرية للفيشيا وتتسبب فى تأخير الانقسام الميتوزى (هوارد و بلك ١٩٥٣) • ولما كانت الخلايا الداخلة فقط فى الانقسام الميتوزى هى التى تخلق DNA جديدا فان أى تدخل فى النظام الذى تتضمنه العملية يؤدى الى التأخير •

ويظهر أن فترة التخليق تقع فى الدور البينى المتأخر . وقد دل تحليل للموضوع باستخدام الفوسفور المشع p^{32} الذى يدخل DNA . على أن التأخير يحدث فى الفترة التى تسبق عملية التخليق مباشرة • وعلى هذا فان الذى يؤدى الى التأخير انما هو فشل الخلايا فى الدخول فى مرحلة التخليق وليس عن طريق قطع عمليات التخليق الجارية أو الاخلال بها • ولا تتعارض هذه الدراسات مع التى أجريت على خلايا النيوروبلاست والأبواغ الصغيرة ولكنها تدل فقط على أن التداخل مع أية عملية أيضية ضرورية للانقسام الخلوى يؤدى الى كبت الانقسام • وتختلف الفترة الحساسة تبعا لعامل الكبت وطراز الخلية موضع الدراسة •

وهناك تأثير عام آخر للاشعاعات على الخلايا التى فى حالة انقسام وهو تجمع الكروموسومات فى الدور الاستوائى بسبب لزوجتها والانفصال غير المنتظم للكروماتيدات فى الدور الانفصالى • فتظهر الكروموسومات فى حالة بكنوزية أو « لزجة » بما يشبه فى الواقع مظهر الكروموسومات فى السلالة « لزج » فى الذرة • وقد أطلق على هذا التأثير الاصطلاح التأثير « الفسيولوجى » أو « الابتدائى » للاشعاع (ماركارت ١٩٣٨) • ففى الدور الاستوائى تفقد الكروموسومات حدودها الواضحة وتقع بها جلتنة بمجرد انقضاء وقت قصير على انتهاء الاشعاع وتستمر اللزوجة فترة من الزمن



شكل ١٠ ـ ٧ : علاقة لزوجة الكروموسومات (خلايا الدور الاستوائى البنكوزيةالمتجمعة) فى الأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا مع الجرعة ومع الزمن بعد الأشعاع مع اعطاء التعريض فى الهواء وفى النتروجين •

يتوقف طولها على الجرعة (شكل ١٠ ــ ٧) • ويبدو أن مراحل الدور التمهيدى المتأخرة هى أكثر المراحل حساسية وأن التأثير يستمر ، ولكن الظاهر أنه لا يمنع الحركة الانفصالية • غير أن الجسور الكروماتينية تتكون كلما تفشل الكروموسومات فى الانفصال • ويمكن أن تقع انفصامات فى الكروموسومات نتيجة للتوتر الناتج من الحركة الانفصالية • وقد اقترح دارلنجتون (١٩٥٣) أن اللزوجة تنشأ من DNA الموجود على سطح الكروموسوم الذى تنحل بلمرته وهكذا يصبح نتيجة للاشعاع أكثر سيولة وهو اقتراح يزكيه للقبول مايعرف عن تأثيرات الاشعاعات على DNA فى المعمل (تيلور وجرينشتاين وهولاندر ١٩٤٨ ، سبارو وروزنفلد ١٩٤٦) • وتتوقف درجة اللزوجة التى تحدثها جرعة معينة من أشعة -X على تركيز الأكسجين على نفس النحو الموجود فى تعطيل الانقسام الميتوزى وانفصام الكروموسومات •

التغيرات التركيبية

فى معظم الحالات تعين امشكلة الخاصة التى هى موضع البحث أنسب كائن يصلح للدراسة المطلوبة • وبالرغم من أن الكثير من الكائنات قد درست فان كائنات معينة بالذات أصبحت مثالية ومتفقا عليها • ومن زمن ،تستعمل كروموسومات الغدد اللعابية فى الدروسوفلا فى البحوث الوراثيــــــة السيتولوجية ، ويسمح حجمها الكبير باجراء دراسات أكثر اتقانا للتغيرات الدقيقة وكذلك الكبيرة • وفوق ذلك فانه يمكن تُقييم هذه الدراســـــات وربطها مع محيط خلفى من المعلومات الوراثية الواسعة وهذا أكثر من أن يعوض صعوبة وتعب تكنيك الكروموسومات اللعابية • ومع ذلك فانه لا يمكن دراسة غير التغيرات التى يمكن لحامليها الحياة حيث انه بعد تشعيع البيض أو الاسبرمات تستبعد التغيرات التى لا يمكن لحامليها الحياة عن طريق فشل البيضات فى الفقس أو اليرقات فى اتمام تكوينها • ولا يمكـن أيضا اكتشاف كثير من التغيرات التى تشمل مقاطع كبيرة من الهتروكروماتين سيتولوجيا بالرغم من أنه يمكن ادراكها عن طريق اختبارات وراثية مناسبة•

وبسبب صلاحية الدور الضام فى الذرة للفحص وتوافر كثير من العوامل الوراثيــة الواســمة فانه ينافس الدروسوفلا بنجـاح ، ففى نفس الوقــت الذى يوجد به عيب فقد الكثير من التغيرات فى مراحل الطــور الجاميطــى

للخلايا الذكرية ، فانه يمكن للاندوسبرم بسبب كونه ثلاثى المجموعة تحمل فقد وراثى كبير دون ضرر ، هذا الى توافر ثروة كبيرة من الجينات الواسمة المناسبة للدراسة •

أما عن التغيرات الميوزية فانها أحسن ما تدرس فى الكائنات ذات الكروموسومات الكبيرة والقليلة العدد ، والتى يعد التريليوم والترادسكانتيا وأنواع الليليوم المختلفة وأفراد رتبة مستقيمة الأجنحة (ارثوبترا) أنسبها للدراسة • وفى الحالات التى يكون فيها لقوة نفاذ الاشعاعات أهمية كما هى الحال مع أشعة ما فوق البنفسجى وجسيمات ألفا وأشعة -X الخفيفة جدا فان كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا المنماة فى بيئة من الآجار واللاكتوز ، وكذلك خلايا النيوروبلاست لجنين النطاط تهيىء الحل الناجز •

ومن أجل اجراء دراسة كمية للتغيرات التركيبية المستحدثة بالاشعاعات فان كروموسومات البوغ الصغير فى الترادسكانتيا وخلايا الأطراف الجذرية فى فيشيا فابا ، هما أنسب المواد لهذه الدراسة • وتتفوق الأولى فى هذا المضمار بسبب سهولة الحصول على أعداد كبيرة من الخلايا لأغراض المقارنة ولهذا فان التغيرات التى سنأتى على وصفها ستكون مستمدة ، غالبا ، من دراسات الترادسكانتيا وذلك بالرغم من معرفة أن بعض التغيرات مثل الانقلابات غير الشاملة للسنترومير والانتقالات المتبادلة يسهل فشل اكتشافها فيها • غير أن الأطراف الجذرية فى الفيشيا أو فى الآليوم سيبا هى أكثر صلاحية فى حالة استعمال المعاملات الكيميائية بدلا من الاشعاعات حيث ان اختراق المادة الكيميائية الى النواة يمكن أن يجرى بطريقة كمية معقولة • وقد وصف دارلنجتون ولاكور (١٩٤٢) معظم طرق تحضير هذه المواد للدراسة •

ويمكن تقسيم التغيرات التركيبية ، فى الترادسكانتيا والكائنات الأخرى أيضا ، الى طرز كروماتيدية وطرز كروموسومية ، فالأولى تنشأ من تعريض الخلايا بعد أن تصبح الكروموسومات مزدوجة فعلا ـ والمفروض أن ذلك يكون من أواخر مراحل دور الراحة والدور التمهيدى المبكر الى الدور الاستوائى ـ حيث تكون الكروماتيدة وليس الكروموسوم هى وحدة الانفصام• أما التغيرات الكروموسومية فتنشأ فى الخلايا التى فى دور الراحة وتسلك

الكروموسومات فى هذا الدور كما لو كانت مفردة الخيط • وتجرى فى العادة دراسات الكروماتيدات بعد ٢٠ الى ٢٤ ساعة من التشميع فى حين تستعمل فترة من ٧٢ ـ ٩٦ ساعة لمشاهدة انفصامات الكروموسومات • وتوجد مرحلة انتقالية قد يوجد فيها الطرازان من الشذوذ فى نفس المتك أو حتى فى نفس الخلية • غير أن وقت ظهور هذه المرحلة ومدتها يتوقفان على فصل السنة (أى على درجة الحرارة وربما ظروف الضوء) • ومرحلة الانتقال فى النباتات المزروعة فى صوبة زجاجية مع عدم التحكم الدقيق فى درجة الحرارة تبدأ بعد حوالى ٣٠ ساعة من التعريض أثناء أشهر الصيف وحوالى ٤٨ ساعة أثناء الشتاء • وقد تستمر هذه اللرحلة من ٦ الى ٢٠ ساعة تبعا للفصل •

وسنستخدم فى وصف طرز الشذوذ فى الترادسكانتيا نظام التقسيم الذى اتبعه كاتشسايد ولى وتوداى (١٩٤٦) • وهذه الطرز موضحة بيانيا فى شكلى (١٠ ـ ٨ و ١٠ ـ ٩) ومدرج بهما تشكيلات كل من الدورين الاستوائى والانفصالى • الا أن عد الانفصامات في الشرائح يجرى عادة فى الدور الاستوائى لتحاشى الانفصامات الناتجة من التوتر فى الكروموسومات الضعيفة أثناء التحركات الانفصالية • وكذلك لتحديد العلاقات الكروماتيدية التى تفقد عند الانفصال •

ويظهر الاقتضاب الكروماتيدى (شكل ١٠ ـ ٨) كثلمة فى احدى كروماتيدتى كروموسوم منقسم • ويظل الجزء الخالى من السنترومير منضما مع كروماتيدته الشقيقة الى الدور الاستوائى ، اما فى موضعها الأصلى واما منحرفة عنه بعض الشىء نتيجة للدوران • وفى الدور الانفصالى يتحرر عادة الجزء المقتضب ولا يتحرك الى هذا القطب أو ذاك ، على أنه قد يبقى متصلا بباقى الكروموسوم بخيط رفيع مفروض أنه من المادة المغلفة • وهناك شتى الدلائل للاعتقاد بأن عدد الانفصامات الكروماتيدية التى تحدث بالفعل أكثر جدا من التى تشاهد وأن عددها يختزل بسبب الالتحامات الارتدادية (أى أن الطرفين المنفصمين يلتحمان ثانية بالوضع الأصلى ولذلك يفشل اكتشافهما) • وقد قدر لى (١٩٥٥) أن انفصاما واحدا تقريبا من كل عشرين يبقى فعلا الى الدور الاستوائى وبعدئذ يندمل طرفاه المفصومان حيث يكونان قد فقدا القدرة على الالتحام الارتدادى أو تكوين تركيب جديد (أى الالتحام بالأطراف الأخرى المفصومة لتكوين تغيرات تركيبية) •

وتتضمن الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين انفصام كلتا الكروماتيدتين الشقيقتين فى نفس الموضع تقريبا ومن الممكن أن ينشأ عن ذلك أربعة تشكيلات مختلفة تبعا للالتحامات التى تقع بين الكروماتيدات الشقيقة • وقد بين توداى (١٩٥٣) فى الفيشيا فابا أن درجة التحام الكروماتيدات الشقيقة تتوقف على مرحلة الانقسام • فتكون فى أكبر درجاتها قبيل الدور الاستوائى مباشرة وتقل بالتدريج حتى المراحل الاولى للدور التمهيدى • ويبدو أن مثل هذه العلاقة لا توجد فى الترادسكانتيا • ويتكون جسر كروماتيدى فى الدور الانفصالى اذا حدث التحام بين الطرفين الشقيقين الأدنيين • ويفقد الجزء الخالى من السنترومير سواء حدث أو لم يحدث التحام بين الكروماتيدتين الشقيقتين •

وحيث ان الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين تتضمن انفصام الكروماتيدتين فانه من الممكن نظريا الحصول على الانفصام فى الاثنين فى نفس الوقت عن طريق مسار واحد للتأين أو فى كل منهما على حدة عن طريق مسارين مختلفين • وتكشف العلاقات الكمية للجرعات التى سنصفها فيما بعد أن كلا النوعين يحدثان ويمكن للسهولة الاشارة اليهما بطرازى الاصابة الواحدة أو الاصابتين • وتشير لفظة « اصابة » الى مسار التأين المفروض أنه المسئول عن الانفصام الابتدائى • وعلى هذا فان الاقتضابات الكروماتيدية المشار اليها فيما تقدم تكون تبعا لذلك تغيرات من طرز « الاصابة الواحدة » •

وتعرف عادة طرز التغيرات السالفة الذكر « بالانفصامات البسيطة وتوجد غالبا بعد أشعة -X فى الترادسكانتيا • أما « التغيرات المركبة » فهى التى تنتج من اعادة الاتحاد بين اثنين أو أكثر من الانفصامات الكروماتيدية أو الانفصامات المتماثلة للكروماتيدتين • وهى بكل جلاء من الطراز « الثنائى الاصابة » • والاتحادات الناتجة التى تعرف جملة « بالتبادلات الكروماتيدية » مختلفة • وفى الغالب تكون ذات طبيعة معقدة عند استعمال جرعات عالية من الاشعاعات ولكننا سنكتفى بوصف الطرز الأكثر شيوعا •

وقد تكون التبادلات « بينية » أو « داخلية » وكل منهما اما أن تكون مرسلة واما غير مرسلة • فالتبادلات البينية تتضمن التحامات جديدة بين الأطراف المفصومة لكروموسومين مختلفين ، أما الداخلية فهى بين الأطراف

شكل ١٠ ــ ٨ : تغيرات كروماتيدية استحدثت فى الدور البينى أو التمهيدى المبكر فى الوقت الذى تكون فيه الكروموسومات ، من حيث استجابتها للاشعاع ، مزدوجة طوليا ، مبينا مظهرها فى الدورين الاستوائى والانفصالى للانقسام الميتوزى ٠ مواضع الانفصامات التى تحدث فى الدور البينى مبينة بخطوط عرضية قصيرة ، كما بينت طبيعة التغير اذا ما كانت أحادية أو ثنائية الأصابة ٠

المفصومة لنفس الكروموسوم ٠ فاذا كان مرسلا كان الالتحام الجديد بين الأطراف المفصومة شبيها فى طبيعته بما يحدث فى العبور ، فتتبادل قطع الكروماتيدات عكسيا بحيث لا تتكون كروماتيدات ثنائية السنترومير

ولا كسرات عديمة السنترومير . غير أن تلازم الكروماتيدات الشقيقة يحفظ مثل هذا الشذوذ الى الدور الاستوائى فلا ينحل الا عند الدور الانفصالى • ومن الناحية الأخرى اذا كان الالتحام الجديد غير مرسل فان التشكيل الناتج يكون مختلفا فى التبادل البينى عنه فى الداخلى • ففى البينى تتكون كروماتيدة ثنائية السنترومير وكسرة عديمة السنترومير (لا سنتروميرية) ويتكون جسر كروماتينى فى الدور الانفصالى القادم أو فى الذى يليه • وفى الطراز الداخلى غير المرسل اذا كان التبادل بين ذراعى نفس الكروماتيدة فانه ينتج كروموسوما حلقيا وكسرة لا سنتروميريه . ولا يمكن لاى منهما الاستمرار والبقاء الى غير حدود • وقد شوهدت التبادلات المتماثلة للكروماتيدتين والمشتركة الكروماتيدية ــ المتماثلة فى كلا طرازى التبادلات البينى والداخلى ولكنها نادرة نسبيا بمقارنتها بالتى وصفت • ومن بين جميع التبادلات الممكنة نجد أن البينية أكثر جدا من الداخلية بينما نجد غير المرسلة أقل فى معدلها بعض الشىء من المرسلة •

ويقع التغير الكروموسومى ، الذى يستحدث فى الكروموسومات التى تكون مفردة فعلا من حيث استجاباتها للاشعاعات ، فى أربعة طرز هى : العديدة السنتروميرات ، والحلقية ، والاقتضابات الوسطية أو الطرفيــة (شكل ١٠ ــ ٩) • فعديدة السنتروميرات هى بكل بساطة تبادلات بينية غير مرسلة ترى عادة فى صورة كروموسومات ثنائية أو ثلاثية السنترومير ، بينما الحلقية تبادلات داخلية غير مرسلة • ويصاحب كل من هذين الطرازين كسرة لاسنتروميرية تبدو مزدوجة فى الدور الاستوائى •

وتتباين التحركات الانفصالية فى التبادلات غير المرسلة • فقد تنفصل الكروماتيدات الثنائية السنترومير انفصالا نظيفا أو قد تتشابك أو تكون جسرا مزدوجا • كما قد تنفصل الكروماتيدات الحلقية انفصالا نظيفا أو قد تتشابك أو قد تنتج حلقة مفردة كبيرة ثنائية السنترومير • وعند تكوين كروماتيدات ثلاثية أو رباعية السنترومير/فان سلوكها فى الدور الانفصالى يكون غالبا معقدا تماما •

ولا يمكن على وجه التأكيد التفرقة المرئية بين الاقتضابات الكروموسومية البينية والطرفيه • ويعتبر الطراز الأخير ، المفروض أنه من تغيرات الاصابة الواحدة ، عرفيا أنه هو الذى تكون فيه الاقتضابات أطول من قطر الكروماتيدة (مع أنها قد تكون أقصر أيضا) • وعند الانقسام طوليا يمكن رؤية الكروماتيدتين

شكل ١٠ ـ ٩ : تغيرات كروموسومية استحدثت فى الدور البينى فى الوقت الذى تكون فيه الكروموسومات من حيث استجابتها للاشعاع مفردة طوليا ، مبينا مظهرها فى الدورين الاستوائى والانفصالى للانقسام الميتوزى . مواضع الانفصامات التى تحدث فى الدور البينى مبينة بخطوط عرضية قصيرة . كما بينت طبيعة التغير اذا ما كانت احادية أو ثنائية الاصابة .

اللاسنترومريتين توازى كل منهما الأخرى . ومن ناحية أخرى فان الأقتضابات البينية تكون عموما حلقات لا سنترومرية مختلفة الأحجام تتكون من التحام الأطراف المفصومة ، وكثير منها صغير الحجم تماما . وفى حين أنه من المحتمل أن الحلقات الكبيرة منها قد تكون نتيجه اصابتين ، هناك احتمال قوى فى أن يكون البعض منها من طراز الاصابة الواحدة نتج من مسار واحد للتأين (ريك ١٩٤٠) .

وفى الترادسكانتيا ، كما هو فى أى كائنات أخرى تشعع فيها الخلايا أثناء الانقسام ثم تدرس ، تنتج أنواع من التغيرات لا يمكن اكتشافها . فالتبادلات الكروموسومية المرسلة البينية منها والداخلية والانقلابات غيرالشاملة

للسنترومير لا يمكن ادراكها فى انقسام البوغ الصغير أو فى خلايا الطرف الجذرى الا اذا كان التبادل الكروماتينى غير متكافىء فى الحجم الى درجة كافية لتغيير حجم الكروموسوم أو لنقل موضع السنترومير • كما لا يمكن ادراك الانقلابات الشاملة للسنترومير الا اذا غير الانقلاب موضع السنترومير نتيجة لانفصامين غير متساويى البعد عن السنترومير •

ويؤدى ، طبعا ، الكثير من التغيرات التى وصفت الى موت الخلايا الأحادية المجموعة لسبب فقد أو عدم تساوى توزيع الكروماتين الأساسى • أما اذا كانت لها القدرة على الحياة فانه يمكن دراستها فى الخلايا الميوزية فى أفراد النسل الناتج من الآباء المشععة • وتدل دراسات الدروسوفلا والذرة على أن الانقلابات والانتقالات المتبادلة شائعة الحدوث • وفى الأنسجة الثنائية المجموعة تتسبب معظم طرز التغيرات غير المرسلة والاقتضابات التى استحدثت فى الخلايا الجاميطية فى موت الخلايا بسبب فقد كروماتينى أو بسبب تداخل فى عملية انقسام الخلية (تجمع هذه جميعا فى الدروسوفلا تحت المصطلح « المميتات السائدة » وفى الذرة تحت اسم «البوار الجنينى» • وفى أنسجة كالأطراف الجذرية المرستيمية تميل الحال الى استبعاد مثل هذه التغيرات ، ومع توالى الانقسامات يقل تدريجا ما يتبقى منه •

وجميع طرز التغيرات التى وصفت تستحدث بسهولة بوساطة الاشعاعات المؤينة • غير أن أشعة ما فوق البنفسجى (وهى ليست مؤينة) ليست فى ذات الكفاءة من حيث الطاقة فى فصم الكروموسومات وليس لها نفس التأثير فى احداث هذا المدى الواسع من طرز التغيرات • ويستدل على ذلك من دراسات فى الذرة والدروسوفلا والترادسكانتيا • ولكن هناك بعض التناقضات التى لاتزال تفتقر الى تفسير • فقد دلت الدراسات المبكرة فى الذرة (ستادلر وأوبر ١٩٤٢) وفى الترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٠ أ ، ١٩٤٢ ج ، ١٩٤٣ أ ، سوانسون وستادلر ١٩٥٥) على أن الاقتضابات الكروماتيدية فقط هى التى تستحدث بعد التعريض لأشعة ما فوق البنفسجى وانه لم يكن هناك انقلابات ولا انتقالات ولا اقتضابات متماثلة للكروماتيدات • ومن ناحية أخرى فان البيانات الحديثة قد دلت على غير ذلك • فقد بين فابرجى (١٩٥١) عن طريق دراسة موزايكات فى آندوسبرم الذرة أن أشعة ما فوق البنفسجى تحدث بسهولة نفس طرز التغيرات المركبة كالتى تحدثها أشعة X- ، فى حين بين كيربى – سميثوكريج (١٩٥٥) ، مستعملين

حبوب لقــاح الترادسكانتيا المجففة أن التبادلات والاقتضـابات المتمـاثلة للكروماتيدتين وكذلك الاقتضابات الكروماتيدية تستحدث بسـهولة بوسـاطة أشعة ما فوق البنفسجي • وربما تكون الكروموسومات فى حبوب اللقاح المجففة تختلف استجابتها لأشعة ما فوق البنفسجي عن نفس النويات فى الدور التمهيدى لأنقسام الأنبوبة اللقاحية (وهى المرحـلة التى شععهـا سواتسون) • ولكن تشير الحقيقة فى أنه يمكن استحداث الاقتضابات البينيــة فى الدروسوفلا (سليزينسكى ١٩٤٢) ، والتى يظهـر أنها ذات نشأة ثنائية الاصابة ، الا أن الاعتقاد السابق الخاص بعدم امكان التحـــام الأطراف المفصومة الناجمة عن أشعة ما فوق البنفسجي اعتقاد غير صحيح ، وان أى طرف مفصوم ، بغض النظر عن الوسيلة التى فصم بها ، يمكنه الالتحام مع طرف آخر مفصوم بنفس الطريقة • وقد تأكد هذامندراسة كروموسومات حلقية فى الذرة عـرضت لأشعة ما فـــوق البنفسجي (شولتز ١٩٥١) ، وكذلك من نتائج كيربى سميث وفابرجى •

وهنــاك طراز آخر من التغيرات التركيبية التى شـوهدت وتتضمن وحدة تقسيمية للكروموسوم أصغر من الكروماتيدة • وقد أشار اليها مبكرا نيبل (١٩٣٦) فى دراسة لكروموسومات الترادسكانتيا الميوزية المشععة ، وقد شوهدت اقتضابات وتبادلات نصف كروماتيدية فى كروموســـومات الأنبوبة اللقاحية لنفس الجنس بعد التعريض لكل من أشعة X- وأشعة مافوق البنفسجي (سوانسون ١٩٤٧) • وحديثا بين لاكور ووراوتسهاوزر (١٩٥٣) وكراوز (١٩٥٥) وساكس وكنج (١٩٥٥) ، عمليا تكوينها وعلى الأخص فى الكروموسومات التى تشعع فى الدور التمهيدى المتأخر أو الدور الاستوائى المبكر • بينما بين سليزينسكى (١٩٥٠) أن أجنة الدروسوفلا المشععة قد تكشف عن تغيرات تتضمن خيوطا أقل من ١٦/١ من قطـــر الكروموســـوم • ويبدو أن الكروموســـومات عديدة الخيوط بالرغم من أنها فى معظم الحالات تستجيب الى الاشعاعات كما لو أنها أحادية أو ثنائيـــة الخيوط • ويعارض استرجرن و واكونيج (١٩٥٤) حدوث انفصامات نصف كروماتيدية أو أقل من ذلك ويعتبران أنه من الممكن فقط حدوث الانفصامات الكروماتيدية ويعـزوان التأثيرات التى وصفهـا الآخرون الى تغـيرات شكلية فى المادة المغلفة •

من هذه المشاهدات يتضح أن الاشعاعات لا تصل فى تأثيرها الى درجة

من الدقة كافية لتعيين التركيب البنائى المتعدد الخيوط للكروموسومات وأن الانفصامات التى نحصل عليها نتيجة لاشعاعات فى هيئة انفصامات كروماتيدية أو كروموسومية لابد أن تتضمن من المقاطع الطولية للكروموسوم أكثر من مقطع أو اثنين • ولهذا لا يمكن الاجابة بأى درجة من التأكد عن السؤال الخاص بالوقت الذى يقع فيه تكاثر الكروموسوم طوليا عن طريق تجارب التشعيع وهذا بالرغم من ادراك أنه من الممكن الفصل الى درجة معقولة من التحديد بين فترة لحدوث التغيرات الكروماتيدية وأخرى لحدوث التغيرات الكروموسومية مع وجود فترة تداخل بينهما • أما عن المدى الذى يمكن اليه تحليل الموزايكات فى الدروسوفلا التى تنشأ بعد المعاملة بأشعة -X أو غاز الخردل فيما يتعلق بتعدد الخيوط فى الكروموسوم فى رأس الاسبرم فهو أمر مازال فى حاجة الى التحديد بطريقة مقنعة (أورباخ ١٩٥٠ ، ١٩٥١) •

ولا تختلف كثيرا النتائج المستمدة من تشعيع الاسبرمات فى الدروسوفلا عن النتائج التى وصفت فى الترادسكانتيا • غير أن طرق الكشف المختلفة تكمل كل منها الأخرى • فمثلا بينما لا يمكن فى كروموسومات الغدد اللعابية الا كشف التغيرات القادرة على الحياة ـ ومعظم هذه مميت فى الحالة الأصيلة (شولتز ١٩٣٦ ، كاوفمان ١٩٥٤) مما يدل على وقوع تلف غير قابل للاصلاح فى التركيب الوراثى بالكروموسوم نتيجة للاشعاع ـ فانه يمكن فحص هذه التغيرات بتفصيل أوفى كثيرا مما يمكن فى الترادسكانتيا فمثلا ، وصف كاوفمان (١٩٤٣) تنظيما جديدا معقدا يتضمن اثنين وثلاثين انفصاما وهو عمل يستحيل تحقيقه فى كروموسومات النبات •

توزيع الانفصامات

ان توزيع الانفصامات التى تتضمنها التغيرات فى كروموسومات الترادسكانتيا ليس عشوائيا ، حيث أنه فى خلايا الأبواغ الصغيرة يكون معدلها فى المناطق الدنيا من الكروموسومات أعلى منه فى المناطق المستطرفة (ساكس ١٩٤٠ ، ساكس وماذر ١٩٤٠) ، بينما يظهر أن العكس هو الصحيح فى كروموسومات الأنبوبة اللقاحية (سوانسون ١٩٤٢ جـ) • وقد يدل هذا على أن توزيع الانفصامات الابتدائية ليس عشوائيا ولكن ربما أنه من المحتمل كثيرا أن يكون التحام الأطراف المنفصمة غير عشوائى • وكذلك حيث ان الالتحام الارتدادى يعيد ثانية اتصال أغلبية الانفصامات الأصلية

التى حدثت فلابد أن يكون الالتحام الارتدادى بالمثل غير عشوائى • ولا يمكن للمرء أن يحدد مباشرة توزيع الانفصامات الابتدائية فى أى كائن ، ولكن لا يوجد سبب يضطرنا الى الاعتقاد بأن التأثيرات الابتدائية لأشعة X- غير عشوائية • وليس من الواضح تماما أى الأنظمة يدخل فى تقرير عدم عشوائية عملية الالتحام وذلك بالرغم من أن ساكس (١٩٤٠) اقترح أن ذلك ربما يرجع الى التوتر الناتج من حلزنة الكروموسومات والذى يمكن أن ينشأ أولا فى مناطق السنترومير •

وفى الدروسوفلا ميلانوجاستر تتوزع الانفصامات التى تنشأ بالاشعاعات على الكروموسومات بنسبة طول كل منها الى الآخر • الا أن هناك بعض الدلائل فى الكروموسوم X على أن بعض المناطق الوسطية مثل 11 A , 12 D , 12 E ذات معدل للانفصام أعلى من الطبيعى (كاوفمان ١٩٥٤) • ومن المحتمل أن تكون هذه الأماكن مواضع بينية للهتروكروماتين ، الا أنه ، فيما عـدا حالة استثنائية واحدة تدل بيانات الدروسوفلا على أن الفرق قليل أو غير موجود بين قابلية كل الهتروكروماتين واليوكروماتين للانفصام • الا أن الكروموسوم Y فى دروسوفلا فيريليس ، وهو هتروكروماتين كلية ، يشترك فى تغيرات تبلغ نصف ما يشترك فيه الكروموسـوم X مع أن الكروموسـومين لا يختلفان كثيرا فى الطول (بيكر ١٩٤٩) • ويشـير دارلنجتـون ولاكور (١٩٤٥) الى أن الهتروكروماتين فى التريليوم يصبح غير قابل للانفصام عندما يكون (مشحونا) بالحامض النووى ، ولكن يبدو أن هذا غير محتمل •

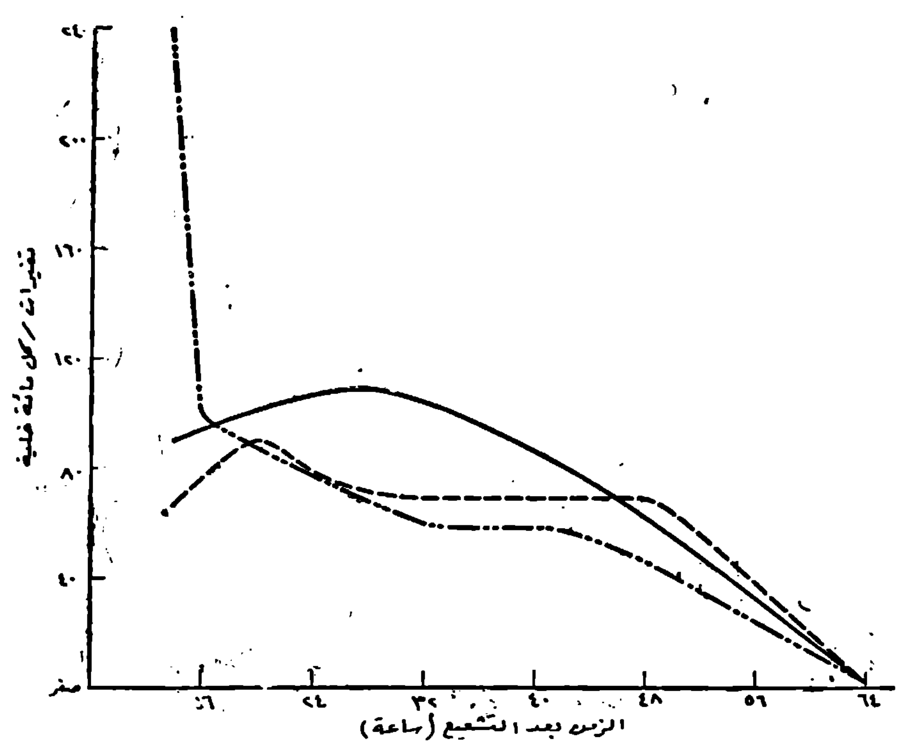
وفى الدروسوفلا والسيارا ، يختلف طابع التنظيمات الجديدة التى تحدثها الاشعاعات فى الجنسين ، ففى الذكور يبدو أن جميع طرز التنظيمات تحدث • أما فى الاناث فان جميع التنظيمات تقريبا من الطرز الداخلية أى لا يوجد الا قليل من الانتقالات (كراوس ١٩٥٠ ، كاوفمان ١٩٥٤) • ومن الصعب تفسير غياب الانتقالات فى الاناث نظرا للسهولة التى تسـتحدث بها فى الكائنات الأخرى ولكن ربما أن ذلك كان يعتمـد على طـابع لتوزيع الكروموسومات داخل الخلية بحيث يمنع بعد كل منهـا عن الآخر تـكوين التبادلات بينها •

تباين الحساسية بين الخلايا وبين الكائنات

مازالت العوامل التى تحدد حساسية الكروموسومات للانفصام بالاشعاعات غير مفهومة • وقد حصر سبارو (١٩٥١) العوامل المختلفة التى قد تكون مسئولة عن ذلك • واحدى الصعوبات التى تقابل ، هى تقرير ما اذا كانت الفروق النهائية فى معدلات التغير ترجع الى فروق فى المعدلات الابتدائية للانفصامات قبل الالتحامات الارتدادية والالتحامات المكونة للتغيرات أو من تفاضل فى معدلات الالتحام الارتدادى • وكما سنوضحه فيما بعد ، ليس الموضوع سهل الحل ، ولكن الحقيقة باقية فى أن للكائنات المختلفة حساسيات متباينة الى درجة كبيرة وأن نفس الأمر صحيح للخلايا المختلفة فى نفس الكائن ولكن بدرجة أقل •

وتوضح جيدا دراسات الترادسكانتيا النقطة الأخيرة (ساكس وسوانسون ١٩٤١) • ويمكن ترتيب الطرز الأربعة من الخلايا التى يمكن دراستها بسهولة نزوليا تبعا لحساسيتها كما يلى : الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ثم الأبواغ الصغيرة ثم خلايا الأطراف الجذرية ثم النويات التناسلية فى حبوب اللقاح الناضجة ، مع العلم بأن حساسية الخلايا الميوزية بلغت من ٢٠ الى ٥٠ ضعفا للحساسية فى النويات التناسلية • وللآن لم يحدد ما اذا كانت الفروق فى الحلزنة أو فى محتوى DNA أو فى محتوى الماء أو أن عوامل أخرى هى المسئولة عن ذلك • والواقع أن سميث (١٩٤٢ ب) بين أن سلالة من تريتكوم مونوكوكوم ، تختلف عن السلالات الاخرى فى عامل مندلى واحد ، تختلف اختلافا كبيرا فى حساسيتها لأشعة -X •

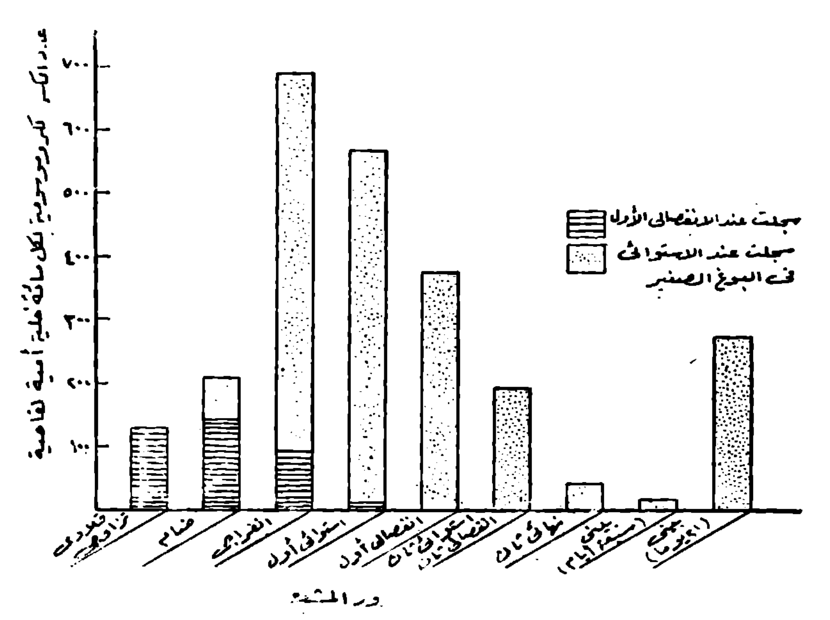
وقد خصص قدر كبير من الدراسة لما يقع من تغيرات فى حساسية الخلايا خلال مجرى الانقسام الخلوى • ويبين شكل (١٠ ـ ١٠) طابع الحساسية فى الترادسكانتيا ، ولا توجد انفصامات فى الدور الاستوائى تقريبا اذا أجرى الفحص بعد التشعيع مباشرة ولكنها تصل الى الذروة بعد حوالى ١٢ ساعة أى ما يناظر التعريض فى الدور التمهيدى المتوسط أو المتأخر ، وبعد ذلك يتناقص معدلها • وفى هذه الدراسة بالذات ، وقد أجريت فى وقت كانت الدورة الميتوزية فيه منخفضة نسبيا ، ظهرت التغيرات الكروموسومية بعد ٤٨ ساعة من التشعيع وسرعان ما اتخذت معدلا ثابتا استمر ساعات كثيرة •



شكل ١٠ ــ ١٠ : علاقة معدل التغيرات الكروماتيدية فى الأبواغ الصغيرة لنبات الترادسكانتيا مع الزمن المنقضى بعد الاشعاع • وليس من الممكن ايجاد العلاقة بين الأدوار المختلفة للانقســـام الميتوزى وبين الزمن المنقضى بعد الاشعاع على وجه دقيق ، لأن الاشعاع يؤثر على التتابع الزمنى للانقسام ، فيقصر التتابع الزمنى بدرجة كبيرة اذا أجريت الدراسة فى أشهر الصيف عندمايكون معدل عملية تكوين الجاميطات فى الأبواغ الصغيرة أسرع (أجريت هذه الدراسة فى فبراير) • الخط البيانى المتصل للاقتضابات الكروماتيدية والخط المتقطع للاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين والخط ذو الشريط والنقط للتبادلات الكروماتيدية • الجرعة ١٥٠ رونتجن بمعدل ٥٠ رونتجن فى الدقيقة •

على أن المقاومة النسبية لكروموسومات الدور الاستوائىللانفصاممقاومة خادعة ، حيث انه رغم عدم امكان اكتشاف التغيرات في البداية فانها تظهر فى الانقسام التالى • وانه لمن الواضح تماما الآن أن الدور التمهيدى المتأخر والدور الاستوائى هما أكثر المراحل تعرضا للانفصام بالاشعاعات المؤينة • ويستدل على هذا من دراسة سبارو (١٩٥١) للانقسام الميوزى فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة فى التريليوم (شكل ١٠ ــ ١١) • وقد وجــد هذا الطابـــع من الحساسية فى كائنات أخـــرى ، نباتية وحيوانية على السواء ،

يمكن فيها دراسة الدور الاستوائى المباشر والأدوار الاستوائية التالية له . وبالرغم من هذا لم يمكن ثانية التعرف على العوامل التى تحدد ذلك • أما فى حالة أشعة ما فوق البنفسجى فان ذروة الحساسية فى كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا تتحقق فى مرحلة أبكر قليلا عما هو فى حالة أشعة -X ولكن لا يمكن دراسة هذه الكروموسومات الا خلال هذا الانقسام وليس بعده . ولذلك لا يمكن مقارنتها مباشرة بالبيانات المستفيضة لأشعة -X المأخوذة من كروموسومات الأبواغ الصغيرة أو الكروموسومات الميوزية (سوانسون ١٩٤٣ أ) •



شكل ١٠ ـ ١١ : عدد الكسر الكروموسومية المستحدثة من جرعة ٥٠ رونتجن فى ادوار مختلفة من عملية تكوين الأبواغ الصغيرة فى تريليوم اركتوم •

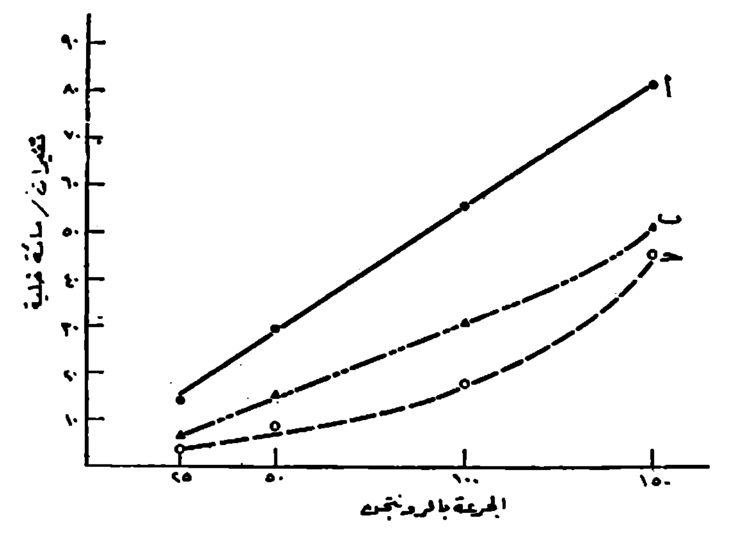
وقد بين ساكس (١٩٤٢) أن حساسية الكروموسومات تتوقف جزئيا على وجود أو غياب السنترومير • فقد شععت الكروموسومات أولا فى دور الراحة لتنتج كروموسومات ثنائية السنترومير وكروموسومات حلقية مع الكسرات اللاسنترومرية المصاحبة لها . وبعد ذلك شععت فى مرحلة تالية لانتاج تغيرات كروماتيدية • وقد بلغت التغيرات الأخيرة فى الأجزاء الكروموسومية المحتوية على سنترومير عشرة أمثالها فى الأجزاء الخالية من

السنترومير عند مقارنتها على أساس الطول • وقد تحصل ريز (١٩٥٣) أيضا على دليل يشير الى وجود سيطرة سنتروميرية على انتاج التغيرات •

النتائج الكمية

وقد أمكن الوصول الى تفهم للطريقة التى تحدث بها الاشعاعات انفصام الكروموســـومات ، ومعظم هذا التفهم مستمد من الدراسات الكمية الخاصة باعتماد محصول التغيرات على جرعة الاشعاع وشدته • وقد تحصل ساكس مبكرا (١٩٣٨ و ١٩٤٠) على مثل هذه البيانـــات كما لخص لى (١٩٥٥) وكاتشســـايد (١٩٤٨) وجايلز (١٩٥٤) الأدلة الحديثة التى تلت ذلك • وتؤلف دراسات جايلز الخاصة بالنيوترونات (١٩٤٠ ب ، ١٩٤٣) أساسا هاما للمقارنة الكمية مع نتائج أشعة -X ، وتسمح بتكوين نظرية شاملة تصل التأثيرات البيولوجية بكل من البيانات الفيزيائية والكيميائية الاشعاعية •

ولكل طراز من التغيرات علاقة معينة بجرعة الاشعاع • وبعضها ولكن ليس جميعها ، يعرض علاقة كمية بشدة الاشعاع • وفى حالة الاشعاعات المؤينة ، تعطى الاقتضابات الكروماتيدية عـلاقة طولية مسـتقيمة مع الجرعه (شكل ١٠ ــ ١٢) ، وفى نفس الوقت تكون مستقلة عن شـــدة الاشعاع



شكل ١٠ ــ ١٢ : علاقة معدل حدوث التغيرات فى الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا بجرعات أشعة -X • (أ) اقتضابات كروماتيدية (ب) اقتضابات متماثلة للكروماتيدتين ، (جـ) تبـــادلات كروماتيدية •

(معدل الجرعة) ، فيحدث مقابل كل وحدة من الجرعة نفس العدد من التغيرات سواء كانت الشدة مرتفعة أو منخفضة · ونتيجة لذلك يعتبر هذا طرازا من التغيرات ناشئا من حدث مفرد أى من مسار واحد من الاشعاع ويشار اليه بالتغير طراز الاصابة الواحدة · ويبدو أنه لا يوجد حد أدنى (عتبة) للجرعة التى لا تحدث عنده هذه التغيرات ·

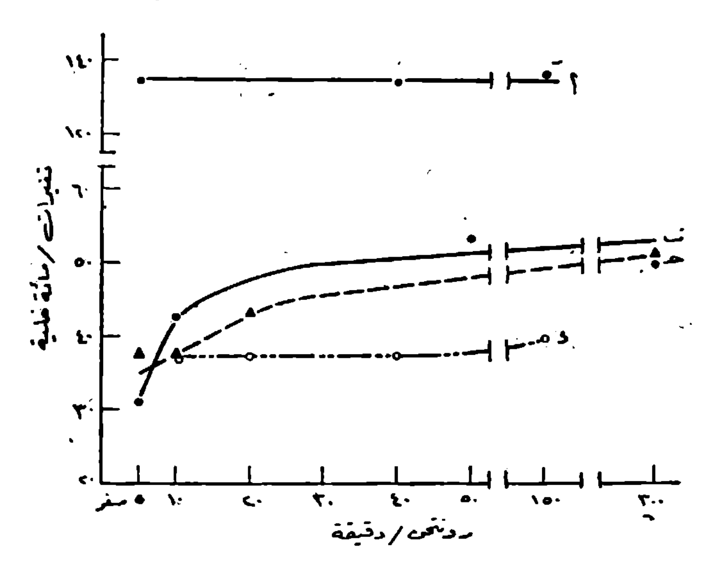
ومن ناحية أخرى ، فان التبادلات الكروماتيدية والكروموسومية تعتبر من التغيرات الثنائية الاصابة وذلك فيما يتعلق بأشعة -X وأشعة جاما · أما علاقتهما بالجرعة فهى أن المنحنى البيانى للجرعة لا يعطى خطا مستقيما · وعند استعمال اشعاعات مرتفعة الشدة (حوالى ١٥٠ رونتجن فى الدقيقة) · كان معدل التغيرات متناسبا تقريبا مع مربع الجرعة ، ولكن اذا انخفضت شدة الاشعاع بقدر كبير فان الأس الذى ترفع اليه الجرعة ينخفض أيضا · وعلاقة التناسب مع مربع الجرعة نحصل عليها أيضا اذا حفظ وقت التعريض ثابتا مع تغير شدة الاشعاع · ولهذا يمكن ، بصفة أساسية ، استخلاص أن ناتج التغيرات يتزايد بنسبة مربع الجرعة وأن التبادلات تنشأ من حدوث انفصامين منفصلين · غير أن الالتحام الارتدادى يمكنه استبعاد الانفصامات من الاشتراك فى عمليات التبادل اذا كان الوقت بين الانفصامات طويلا · وهذا يؤدى فعلا الى عدم تناسب النتائج الكمية الا اذا اعطيت الجرعة فى فترة قصيرة أو الا اذا استخدمت نفس مدة التعريض فى كل الجرعات ·

وتعرض الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين والاقتضابات البينية للكروموسوم علاقة مع الجرعة متوسطة بين الاقتضابات الكروماتيدية طراز الاصابة الواحدة والتبادلات طراز الاصابتين · ويتزايد ناتج الاقتضابات البينيه بنسبة الجرعة مرفوعه للأس ٥ر١ (ريك ١٩٤٠) بينما تقع الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين بين القوة ٠ر١ و ٥ر١ وتتوقف القيمة على الأشعاع المستخدم (كيربى ـ سميث ودانيالز ١٩٥٣ ، توادای ١٩٥٣) وتكون هذه الطرز من التغيرات خليطا من طرز الاصابة الواحدة والاصابتين وعلى الرغم من أننا نتوقع علاقة لها أخرى مع شدة الأشعاع فان ذلك لم يتضح عمليا للآن أنه صحيح (جايلز ١٩٥٤) ·

وتعرض جميع طرز التغيرات علاقة مستقيمة مع الجرعة عند استخدام النيوترونات وجسيمات ألفا (جايلز ١٩٤٠ ب) و (كوتفال وجراى ١٩٤٧) ·

وهذا صحيح لجميع النيوترونات المتباينة الطاقات (كونجر وجايلز ١٩٥٠) وكذلك للنيوترونات المنطلقة من التفجيرات النووية (كونجر ١٩٥٤ أ ، ب) و (كيربى ـ سميث وسوانسون ١٩٥٤) • ومن المعتقد أن هذه الاشعاعات الجسيمية وهي كثيفة التأين ، لها القدرة على فصم أكثر من كروموسوم واحد أثناء مرور جسيم مؤين واحد خلال النواة • ولهذا فان علاقة التناسب مع مربع الجرعة لم يعد ينطبق •

ويبين الشكل (١٠ ـ ١٣) تأثير شدة الأشعاع على ناتج التغيرات التبادلية• ويمكن ملاحظة أنه مع الجرعة الثابتة يوجد خفض تدريجى فى ناتج التغيرات مع أشعة X-.كلما انخفضت الشدة • على أن هذه العلاقة لا توجد مع النيوترونات •• ولما كان الالتحام الارتدادى دائم الحدوث ، ولما كانت عمليتا الالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة تتنافس كل منهما مع الأخرى ، فان عدد الانفصامات المتوافرة ، فى أى وقت ، للاشتراك فى التحامات جديدة يقل شيئا فشيئا كلما طال الوقت بين حدوث الانفصامات • وتدل بيانات الترادسكانتيا على أن معظم الانفصامات [٩١٪ تبعا لحسابات لى (١٩٥٥)



شكل ١٠ ـ ١٣ : علاقة معدل التغيرات بشدة أشعة X- . (أ) اقتضابات كروماتيدية (ب) تبادلات كروماتيدية (جـ) تبادلات كروموسومية (د) اقتضابات متماثلة للكروماتيدتين • الجرعة ١٥٠ رونتجن فى (أ) ، (ب) ، (د) و ٣٠٠ رونتجن فى (جـ) •

وكاتشنسايد ولى وتوداى (١٩٤٦)] تلتحم ارتداديا ولا يمكن اكتشافها . وان متوسط الفترة التى يمكن أن تظل فيها الانفصامات مفتوحة للالتحام هو اربع دقائق أو أقل للتغيرات الكروماتيدية التى تحدث فى الدور التمهيدى ، ولكنها أطول من ذلك بكثير للانفصامات الكروموسومية التى تحدث فى دور الراحة (ساكس وكنج ولويبولد ١٩٥٥) • ومن المعتقد أن نسبة صغيرة من الانفصامات تبقى معلقة لفترة أطول من ذلك بكثير . فى حين أنه فى الأطراف الجذرية فى الفيشيا (وولف ١٩٥٤) تصل الفترة التى تبقى فيها الانفصامات قابلة للاشتراك فى التحامات جديدة الى بضع ساعات وليس بضع دقائق كما هى الحال فى الترادسكانتيا • أما فى الدروسوفلا فلا تجرى الالتحامات الجديدة حتى وقت الاخصاب (مولر ١٩٤٠ ، كاوفمان ١٩٥٤) • وقد اعتبر لين (١٩٥١) على أساس تجارب للتجزئة ، أن تناقض ناتج التغيرات مع تناقص شدة الاشعاع يرجع غالبا الى الحقيقة فى أن الاشعاعات الابتدائية تجعل الكروموسومات أكثر مقاومة للتعرضات التالية . وهذا بدوره يؤدى الى انخفاض معدل التغيرات . ولكن لم تؤيد بيانات الباحثين الآخرين وجهة النظر هذه (جايلز ١٩٥٤) •

وعامل البعد مهم أيضا فى تكوين التغيرات من طراز الاصابتين • وقد بين لى (١٩٥٥) على أساس طرق فيزيائية كمية ، أنه يجب أن يكون البعد بين الانفصامين فى حدود ميكرون واحد فى المتوسط حتى يمكن أن يشتركا فى تكوين تبادل • وتفرض هذه العلاقة قيدا على تكوين التبادلات ، وتؤدى الى درجة معينة من عدم العشوائية فى كل من توزيع التغيرات وطرزها •

وقد دلت الدراسات الأولى الخاصة بالكفاءات المقارنة لشتى الاشعاعات المؤينة على وجود فرق صغير فى الكفاءة بين أشعة جاما وأشعة -X القوية والمتوسطة . ولكن تحققت زيادة فى الكفاءة فيما يتعلق بانفصام الكروموسومات عند استخدام أشعة -X الخفيفة تماما • وهكذا فى مقارنة لكفاءة الموجات الوحيدة اللون التى بطول ٥ر١ و ٥ر٤ انجستروم ، أعطت الأخيرة معدلا أعلى من الانفصامات وكلتاهما كان أكثر كفاءة من أشعة -X ذات ١٥ر٠ من الانجستروم . غير أنه وجد انخفاض فى الكفاءة مع أشعة -X ذات ٣ر٨ انجستروم . ولكن يمكن أن يفسر ذلك على أساس فقد الطاقة بسبب الامتصاص كاتشسايد ولى ١٩٤٣) •

وهذه البيانات تتفق مع المتوقع على أساس كثافات التأين وعلى قوة نفاذ الاشعاع • الا أن دراسات أكثر حداثة على حبوب اللقاح الجافة للترادسكانتيا قد بينت أنه يمكن اظهار فروق واضحة فى الكفاءة بين أشعة X- المتوسطة والقوية وبين أشعة جاما (كيربى ــ سميث ودانيالز ١٩٥٣) • فعنــــد مقارنة أشعة X- ذات الموجة ٠٦ر٠ من الأنجستروم بأشعة جاما وجد أن التغيرات تكون بالنسبة ٠ر١ : ٧٠ر٠ بينما تحققت النسبة ٢ : ١ عند مقارنة أشعة X- ذات الموجة ٢٠ر٠ من الأنجستروم مع أشعة جاما • وكانت أشعة بيتا قوة ٤٠٠ كيلو الكترون فولت Kev مماثلة فى التأثير الى أشعة جاما المنبعثة من الكوبلت المشع Co^{60} • وقد تأكدت هذه النتائج فى الأبـــواغ الصغيرة للترادسكانتيا لكل من التغيرات الكروموسومية (كيربى ــ سميث ودانيالز ١٩٥٣) والتغيرات الكروماتيدية (سوانسون ١٩٥٥) •

أما الاشعاعات الجسيمية أى النيوترونات وجسيمات ألفا ، فهى أشد فى تأثيرها بقدر كبير ، لكل وحدة من الطاقة تنتشر فى النسيج ، من اشعاعات الطيف الكهربى المغنيطى (الكهرومغنيطى) • وقد وجد أنه كلما زادت طاقة النيوترون كان أقل كفاءة (جايلز ١٩٤٣) • ولكن بين جايلز وتوبياس (١٩٥٤)، فى مقارنة لأشعة X- والديوترونات السريعة وجسيمات ألفا ، أن العامل الهام فى تحديد الفاعلية ليس نوع الجسيمة بل هو معدل فقدها للطاقة فى الأنسجة • وبمقارنة النيوترونات بأشعة X- القوية وجد أن نسبة الفاعلية البيولوجية لهما حوالى ٥ر٤ للتغيرات الكروموسومية وأقل نوعا ما (٧ر٢) للطرز الكروماتيدية (جايلز ١٩٤٠ ب ، ١٩٤٣) ، ولكن تدل نتائج كونجر (١٩٥٤ ا ، ب) وكيربى ــ سميث وسوانسون (١٩٥٤) على أن للنيترونات فاعلية بيولوجية نسبية أعلى بكثير مع ارتفاع النسبة فى حالة التغيرات الكروماتيدية منهــا فى حالة التغيرات الكروموسومية •

غير أن هناك صعوبة فنية أصيلة تعترض تحديد الكفاءة البيولوجية النسبية للنيوترونات بدقة ، وذلك أنه يكاد يكون مستحيلا استبعاد أو تقدير قيمة ما يشوبها من أشعة جاما التى تصاحبها • هذا صحيح بنوع خاص عندما يكون مصدر النيترونات سيكلوترونا أو تفجيرا نوويا •

وللنيوترونات البطيئة المتولدة من النيوترونات السريعة والتى روضتها التصادمات الرجوعية الى متوسط للطاقة يبلغ ٠٢٥ر٠ الكترون فولت ev

كفاءة أعلى بكثير من النيوترونات ذات طاقة مليون الكترون فولت Mev أو أكثر (كونجر وجايلز ١٩٥٠) • وتحدث النيوترونات السريعة تأثيراتهـا بوساطة طرد بروتونات رجوعية من ذرات الايدروجين عن طريق عمليـة تشتت ، بينما تحدث النيوترونات البطيئة تأثيراتها عن طريق اصطياد وتفتيت النواة الذرية المركبة غير المستقرة التى تكونت داخل الخلية •

وذرات الايدروجين والبورون والنيتروجين هى ذرات الاصطياد الرئيسية والتى عند التفتت ينبعث منها على التوالى أشعة جاماوجسيماتألفاوبروتونات• وتدل التقديرات الحسابية على أن من بين جملة المعادل الفيزيائىللرونتجن (الريب) للتأين الناتج يعطى الايدروجين والبورون والنيتروجين ١٦ و ٣٢ و ٥٢ فى المائة على الترتيب • وتدل الحقيقة فى أن بيانيات التغيرات مع الجرعة مستقيمة وأن جسيمات ألفا والبروتونات أعلى كثيرا فى فاعليتها ، على أنه يمكن بصفة عامة اهمال اشعاعات جاما وعدم اعتبارها ذات أهمية • والحقيقة أن كونجر قد قدر أن الاشعاع الفعال من التعريض للنيوترونات البطيئـة هو ٣٨٪ جسيمات ألفا و ٦٢٪ نيوترونات تقريبا • واشعاع بهذا التركيب تكون فاعليته ، اذا أعطى من الخارج ، حوالى خمسة أضعاف فعالية جرعات مساوية لها (فى الريب) من أشعة -X ، ولكن اذا تولدت داخليا عن طريق تفتت نويات ذرية غير مستقرة فان النسبة تكون حوالى ١٥ : ١ أى أكـثر فاعلية من المصادر الخارجية بما يقرب من ثلاثة أضعافها • وقد يكون هـذا نتيجة لتوزيع غير عشوائى فى الخلية للبورون وربما للنتروجين أو قديرجع الى تحول العناصر غير المستقرة عند التفتت • فمثلا بين كونجر عمليا (١٩٥٣) أن تزويد المتك بحامض البوريك يزيد الناتج العادى من التغيرات أربع أو خمس مرات • وذلك بالرغم من أن تركيز البورون فى المتك منخفض جدا •

وأشعة ما فوق البنفسجى هى النوع الوحيد من الاشعاعات غير المؤينة التى لها القدرة على فصم الكروموسومات (سوانسون وستادلر ١٩٥٥) • وقد دلت الدراسات الأولى على أن تشعيع كروموسومات الأنبوبة اللقاحيـة فى الترادسكانتيا قد أنتج اقتضابات كروماتيدية فقط (سوانسون ١٩٤٠ أ ١٩٤٢ ج ، ١٩٤٣ ا) مما ينشأ عنه الانطباعات بأن الانفصامات التى تحدثها أشعة ما فوق البنفسجى ليست لها القدرة على الالتحام وعليـه لا يكـون لها القدرة على تكوين تنظيمات جديدة تركيبية • وكان غياب التنظيمات

الجديدة الكبيرة فى الدروسوفلا مما يميل الى تدعيم وجهة النظر هذه . ولكن دل تكوين الاقتضابات البينية (الخلالية) . والتى لابد أن يكون بعضها قد نشأ ، بالتأكيد ، نتيجة لانفصامين يتبعهما التحام ، على عدم صحة وجهة النظر هذه • وقد أيدت دراسة الكروموسومات الحلقية المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجى فى الذرة (شولتز ١٩٥١) الحقيقة فى أن العملية تتضمن كلا من الانفصام والالتحام • بينما تبين دراسات كيربى - سميث وكريج (١٩٥٥) ، الاكثر حداثة ، أن التغيرات التى تتكون عند استعمال حبوب اللقاح المجففة فى الترادسكانتيا لا تختلف كثيرا من الناحية النوعية عن التغيرات الناتجة من أشعة -X كما كشفت دراسات أكثر حداثة فى الذرة (أمرلنج ١٩٥٥ وفابرجى ١٩٥١ ، ١٩٥٦) أن أشعة ما فوق البنفسجى لها القدرةعلى استحداث تغيرات كروموسومية مركبة • غير أن التنظيمات الجديدة التركيبية مازالت منخفضة المعدل جدا •

أما فيما يتعلق بالاقتضابات ، فان علاقتها بالجرعة (على الأقل مع ٢٥٣٧ أنجستروما) علاقة طولية مستقيمة (سوانسون ١٩٥٢ أ) على الرغم من أن هناك ما يدل على التشبع مع زيادة الجرعة • أما فيما يتعلق بطول الموجة فان فاعلية ٢٥٣٧ انجستروما فى انتاج الاقتضابات تبلغ عشرة أضعاف فاعلية خليط من ٢٩٦٧ و ٣٠٢٢ من الأنجسترومات لكل وحدة من الطاقة • ويقارب الطيف الفعال فى انتاج التغيرات فى المدى الواقع بين ٢٦٥٠ و ٣٠٢٢ من الأنجسترومات الامتصاص فى DNA (كيربى-سميثوكريج ١٩٥٥) ، وهذا يؤكد نتائج ستادلر وأوبر السابقة (١٩٤٢) على حبوب لقاح الذرة حيث تبين أن الاقتضابات الطرفية تتبع نفس الاتجاه مع وجود ذروة حوالى ٢٦٠٠ أنجستروم •

وعلى أساس طاقى ، تعتبر أشعة ما فوق البنفسجى بمقارنتها بأشعة -X فى منتهى عدم الكفاءة حيث ينتج تعريض يعادل ١٠٠٠ أرج / مم مربع من اشعاع ٢٥٣٧ من الأنجسترومات لكروموسومات حبوب اللقاح فى الترادسكانتيا ٠ر١ من الانفصامات للخلية الواحدة • وهذه الجرعة تعطى ، بعد اجراء الخصومات المناسبة للامتصاص الخارجى والنفاذ ، حوالى ١٠^٩ ارج/جرام من أشعة ما فوق البنفسجى الى البروتين النووى فى الكروموسومات وهذا هو نفس القدر من الطاقة /جرام الناتجة من ١٠^٧ رونتجن من أشعة -X (جراى ١٩٥٣ ا) ومثل هذه الجرعة من أشعة -X

تزيد كثيرا على الكمية من الاشعاع الذى يمكن أن تتحمله كروموسومات الأنبوبة اللقاحية ٠

العوامل المعدلة

كانت النظريات الفرضية الأولى المتعلقة بالأنظمة التى تحدث بهـا الاشعاعات المؤينة التغيرات التركيبية مبنيـة فى معظمهـا على اعتبـارات فيزيائية (أنظر لى ١٩٥٥ وما يلى فى هذا الباب) ٠ واعتبر أن العوامل الرئيسية هى طراز وجرعة وشدة الاشعاع ٠ كما اعتبر أن الانفصام ثم الالتحام الارتداد أو الالتحامات الجديدة هى الأحداث البيولوجية الأولية ، مع اعتماد الانفصام على طراز الاشعاع وجرعته ،مع تحديد عمليات التنافس بين العمليتين المتنافستين ، الالتحامات الارتداديه والالتحامات الجديدة ، للناتج النهائى من التغيرات ٠

وقـد أجريت تجـارب عديدة لاختبار هـذه النظريات ٠ ولـم تقتصر فائدة هذه التجارب على توضيح وتوسيع معلوماتنا عن تأثيرات الاشعاعات بصفة عامة فحسب ، بل دلت أيضا على أن النظام الذى تعمل به الاشعاعات ، والعوامل البيولوجية المتضمنة ، أكثر تعقيدا جـدا عما كان يظـن أولا ٠ فقد أمكن احداث زيادة أو نقص فى ناتج التغيرات بوساطة تعديل معـدل الانفصامات أو الاخلال بالتنافس القائم بين الالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة ، وهناك دلائل على أنه يمكن التأثير على كل منهما بمعاملات بيئية اضافية ٠

وتشير حقيقـة أن التغـيرات يكثـر حدوثهـا فى المنـاطق المجـاورة للسنترومير وكذلك فى أجزاء الكروموسومات التى تحتوى على سنترومير ، بمقارنتها بالأجزاء اللاسنتروميريه ، الى أن تكرار حدوث الالتحام الارتدادى على مدى طول الكروموسوم ليس عشوائيا ٠ كما استدل أيضا على أن الالتحام الارتدادى يمكن أن يتأثر بالتوترات الميكانيكية من الحقيقة فى أنه يمكن زيادة معدل التبادلات والاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين بالمعاملة بالطرد المركزى أثناء فترة التعريض لأشعة -X (٢٠٨٠ لفة فىالدقيقة ، ساكس ١٩٤٣) (٢٣٠٠ g ، ١٩٤٨ وولف وفون بورستل ١٩٥٤) وبالذبذبة الصوتية (٩١٠٠ سيكل/ثانية ، كونجر ١٩٤٨) ، فى حين أن الكولشسين ، والمفروض أنه يتداخل فى تكوين المغزل وبالتالى فى حركة الكروموسومات ، يقلل الناتج

(برومفيلد ١٩٤٣ أ) • ولا يوجد من بين هذه العوامل ما يمكنه بمفرده من احداث التغيرات •

وان فهم وتفسير نتائج تجارب التشعيع المشترك لأكثر صعوبة • ففي نفس الوقت الذى تحدث فيه أشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٤٧ انجستروما) بمفردها انفصامات فانها تتسبب في خفض معدل التغيرات التى تحدثهـا أشعة X- (جدول ١٠ ــ ٤) • فكان من نتيجة معاملة كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا بأشعة ما فوق البنفسجي قبل المعاملة بأشعة X- بفترة مقدارها ساعة ، أن انخفضت نواتج جميع التغيرات المرئية الا أن ناتجي الاقتضابات الكروماتيدية والتبادلات كانا أشد فى انخفاضهما من ناتج الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين • فى حين أنه كان من نتيجة المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي بعد المعاملة بأشعة X- أن انخفض ناتجا الاقتضابات الكروماتيدية والتبادلات ولكنها لم تؤثر فى معدل الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين • وتشير نتائج المعاملة اللاحقة ، بالاضافة الى الحقيقة المعروفة فى أن لأشعة ما فوق البنفسجي تأثيرا واضحا على المادة المغلفة للكروموسومات ، الا أن عملية الالتحام الارتدادى قد رجحت كفتها على عملية الالتحامات الجديدة مما يمكن أن يرجع الى ازدياد مقاومة المادة المغلفة للكروموسومات المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي أو الى عرقلة حركة الكروموسومات • كما يشير عدم تأثير الاقتضاب المتماثل للكروموتيدتين الشقيقتين بالمعاملة اللاحقة الى أنها تحدث مباشرة عند تعريض الكروموسومات الى أشعة X- • أما الانخفاض فى ناتجي التبادلات والاقتضابات الكروماتيدية فكان متوقفا على فترة الوقت بين التعريضين ، أشعة X- ثم ما فوق البنفسجي • وقد أمكن أيضا الحصول على بيانات عن الدروسوفلا مؤيدة لنتائج المعاملة اللاحقة فمنعت أشعة ما فوق البنفسجي حدوث التنظيمات الكروموسومية الجديدة الكبيرة ولكنها لم تمنع حدوث المميتات السائدة المفروض أنها فى الغالب تتكون من تغيرات شبيهة بالمتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين (كاوفمان وهولاندر ١٩٤٦) •

والمعاملات المشتركة بين أشعة ما تحت الأحمر وأشعة X- أشد صعوبة فى تفسير نتائجها • فالأولى وحدها ليست فعالة فى احداث التغيرات •وفى الدروسوفلا زاد معدل حدوث التنظيمات الجديدة الكبيرة القادرة على الحياة التى تحدثها أشعة X- بعد معاملة سابقة بأشعة ما تحت الأحمر (حوالى

جدول ١٠ ـ ٤

معدلات النسب المئوية للتغيرات الكروماتيدية المستحدثة فى كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا بوساطة اشعة -X واشعة ما فوق البنفسجى (٢٥٣٧ انجستروما) كل بمفردها ومجتمعتين (من سوانسون ١٩٤٤)

المعاملة	الاقتضابات الكروماتيدية		الاقتضابات المماثلة للكروموتيدتين		التبادلات	
	مشاهد	متوقع	مشاهد	متوقع	مشاهد	متوقع
X	٤ر٧٠	–	١ر٩٤	–	٣ر٧١	–
UV	٣ر٠٥	–	–	–	–	–
UV+X	٣ر١٣	٧ر٧٥	٠ر٦٢	١ر٩٤	٠ر٠٠	٣ر٧١
X	٣ر٥١	–	١ر٠٥	–	١ر٨٩	–
UV (ساعتان)	٣ر١٧	–	–	–	–	–
UV (٢½ ساعة)	٢ر٩٩	–	–	–	–	–
UV (٣ ساعات)	٢ر٧٩	–	–	–	–	
X+UV (ساعتان)	٣ر٢٩	٦ر٦٦	١ر١٧	١ر٠٥	٠ر٠٠	١ر٨٩
X+UV (٢½ ساعة)	٢ر٢٥	٦ر٤٩	١ر٠٢	١ر٠٥	١ر٤٣	١ر٨٩
X+UV (٣ ساعات)	٣ر٧٢	٦ر٢٩	١ر٦٨	١ر٠٥	٢ر٣٢	١ر٨٩

* ساعتين و٢½ ساعة وثلاث ساعات تدل على الوقت الذى مضى بعد انبات حبوب اللقاح الى وقت المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجى · أعطيت أشعة -X بعد ساعتين من الانبات وعلى ذلك تتبعها المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجى بالفترات : مباشرة ، ٣٠ دقيقة ، ساعة على الترتيب ·

١٠ر٠٠٠ أنجستروم) ولكنها لم ترفع معدل المميتات السائدة أو المتنحية ٠ وكانت المعاملة اللاحقة فعالة فقط حين اعطائها وقت الاخصاب (كاوفمان وهولاندر وجاى ١٩٤٦ ، كاوفمان وويلسون ١٩٤٩ ، كاوفمان ١٩٥٤) ، وهذا يؤيد الرأى بأن أشعة ما تحت الأحمر تشجع عمليات الالتحامات الجديدة غير أنه يتعذر فهم السبب فى اقتصار الزيادة على التنظيمات الجديدة الكبيرة القادرة على الحياة وعدم شمولها غير القادرة على الحياة (الأخيرة يجب أن تضيف الى المميتات السائدة ولكنها بقيت دون زيادة) ٠

وفى الترادسكانتيا ، ترفع المعاملتان السابقة واللاحقة بأشعة ما تحت الأحمر ناتج التغيرات فيما عدا أن اللاحقة لا تؤثر الا قليلا على ناتج الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين (جدول ١٠ ــ ٥) ٠ غير أن التأثير الرئيسى فى الحالتين كان على التبادلات (سوانسون وهولاندر ١٩٤٦ ، سوانسون ١٩٤٩) ٠ على أن الدراسات كشفت أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر حساس لدرجة الحرارة (سوانسون وروبرت وبوست ١٩٥٣) مع ذروة لزيادة الفعالية حوالى ١٢°م وعدم التأثير بعد ٢٠ ــ ٢٢°م (جدول ١٠ ــ ٦) ٠ وكذلك كان اعطاء صدمة حرارية (٤٨° م لمدة ٣٠ ثانية) فيما بين أشعة ما تحت الأحمر وأشعة -X (فى حالة المعاملة السابقة) أو فيما بين أشعة -X وأشعة ما تحت الأحمر (فى حالة المعاملة اللاحقة) ، سببا فى زوال تأثير أشعة ما تحت الأحمر على كروموسومات الترادسكانتيا (سوانسون وبوست ١٩٥١) ٠

وتشير هذه النتائج الى أن كلا من أشعة ما تحت الأحمر وأشعة -X يمكن أن يحدثا حالات تنشيط أو عدم ثبات فى الكروموسومات (أى بالاضافة الى التغيرات المرئية التى تحدثها أشعة -X) التى يمكن أن ترفع الى مستوى الانفصامات الواقعية بوساطة فعل الاشعاع الآخر الذى يلى ٠ وعلى هذا يعتبر هذا التفسير أن أشعة ما تحت الأحمر تؤثر على الانفصامات لا على عمليات الالتحام الارتدادى أو الجديد ٠ ولكن تقف ضد هذا التفسير الحقيقة فى أنه لا توجد تجارب أخرى تدل على أن أشعة -X تزيد من حساسية الكروموسومات فيما بعد (جايلز ١٩٥٤ ، كاوفمان ١٩٥٤) ، ولذلك فان الطريقة الواقعية التى تؤثر بها أشعة ما تحت الأحمر فى انفصام الكروموسومات فى المعاملات المشتركة مع أشعة -X لا تزال تنتظر التحديد ٠

جدول ١٠ ـ ٥

معدلات النسب المئوية للتغيرات الكروماتيدية المستحدثة من معاملة مشتركة لاشعة ما تحت الاحمر واشعة -X في الترادسكانتيا (من سوانســون وهولاندر ١٩٤٦) .
الجرعة = ٥ر٤٧ رونتجن

المعاملة	الاقتضابات الكروماتيدية	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التبادلات
X	٨٦ر٢	٧٢ر١	٢٩ر٠
X+IR	٦٣ر٥	٦٨ر٢	٧٢ر١
X	٢١ر٢	٦٥ر٢	٢٨ر٠
IR+X	٩٦ر٤	٦٢ر٢	٨٩ر١

جدول ١٠ ـ ٦

تأثير درجة الحرارة في تعديل فعالية اشعة ما تحت الحمراء معطاة كمعاملة لتشعيع الكروموسومات في الترادسكانتيا باشعة -X .

درجة الحرارة م°	الزيادة في المائة في الانفصامات الكروماتيدية
٣٦	٦ر٥
٣٠	− ٦ر٢
٢٥	− ٢ر٢
٢٣	٠ر٠
٢١	٥ر٢
١٨	٠ر٨٥
١٥	٠ر١٢٥
١٢	٠ر٢١٦
٧	٠ر٨٥
٢	٠ر٥٠

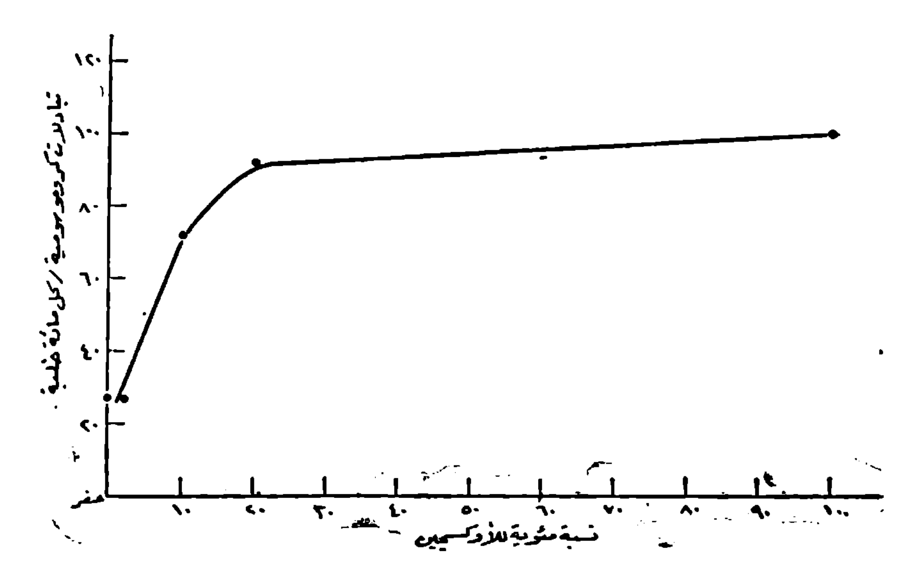
ويلزم أن نؤكد أن أشعة ما تحت الاحمر فى المعاملة المشتركة مع أشعة -X يجب أن تعمل بطريقة تختلف عن أشعة ما فوق البنفسجى التى سبق بحثها مع الاكسجين (أنظر ما يلى) . وبالتأكيد يمكن اطالة فترة الوقت بين التعريض لأشعة ما تحت الأحمر والتعريض لأشعة -X الى درجة كبيرة دون أن يؤثر ذلك فى ناتج التغيرات الذى يلى (سوانسون ١٩٤٩) ، مما يدل على أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر على الكروموسوم ثابت نسبيا عند درجات الحرارة العادية . وتتفق مع هذا نتائج يوست (١٩٥١) الخاصة بمقارنة التغيرات الكروموسومية مع التغيرات الكروماتيدية . الا أن معاملات أشعة ما تحت الاحمر اللاحقة أحدثت زيادات فى التغيرات الكروموسومية لم تحدثها فى الكروماتيدية ، وذلك حتى فى حالة اجرائها فى الوقت الذى تكون فيه الكروموسومات مزدوجة طوليا . ومن العسير تفسير هذه النتائج على أى من الأسس . وفوق ذلك لا تؤثر أشعة ما تحت الأحمر فى جميع طرز الخلايا ففى الترادسكانتيا تتأثر كروموسومات الأبواغ الصغيرة بكل سهولة . أما حبوب اللقاح الجافة فلا تتأثر كروموسوماتها اطلاقا . وتستجيب قليلا خلايا الأطراف الجذرية اذا أعقب المعاملة بأشعة ما تحت الأحمر مباشرة المعاملة بأشعة -X ، ولكن لا تظهر أية استجابة اذا تخللت فترة من الوقت بين المعاملة بالاشعاعين . وهناك بعض الدلائل على أن وقوع انقسام خلوى بين المعاملة بأشعة ما تحت الأحمر والمعاملة بأشعة -X يمحو تأثير اشعة ما تحت الأحمر وهى حالة لا يمكن اختبارها تماما فى الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا .

ويمكن مبدئيا أن نفرض أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر على الكروموسومات كان فى طبيعة ظاهرة تسخين عام ، غير أنه قد أجريت تجارب وافية لبيان أن ارتفاع درجة الحرارة الناتج من التعريض لأشعة ما تحت الاحمر لا يفسر النتائج المشاهدة . غير أن لدرجة الحرارة تأثيرا مؤكدا على الناتج النهائى للتغيرات المستحدثة بأشعة -X ، حيث ان درجات الحرارة المنخفضة أثناء التعريض لأشعة -X تزيد من معدل التغيرات (ساكس وانزمان ١٩٣٩) . وقد تأكدت صحة هذه الملاحظة على نطاق واسع الا أنه توجد بعض الدلائل على أن الاقتضابات الكروماتيدية غير حساسة لدرجة الحرارة (كاتشسيد ولى وتوادى ١٩٤٦) . وقد اقترح البعض أن الحرارة تؤثر على عملية الرجوع الى الحالة العادية أى ان الالتحام الارتدادى يجرى بمعدل أسرع عند درجات الحرارة المرتفعة ، ولهذا لا يبقى الا عدد قليل من الانفصامات يمكن أن تشترك فى انتاج التبادلات والاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين

الشقيقتين • والى حد ما قد تكون هذه هي الحال ، ولكن جزءا من الزيادة فيمعدل التغيرات عند درجات الحرارة المنخفضة ينشأ من المعدل الأكسجيني الذى يكون أعلى عند الدرجات المنخفضة منه عند الدرجات العالية من الحرارة • وقد تبين أن الأكسجين يلعب دورا هاما فى انتاج التغيرات (انظر ما يلى) • وهناك دليل آخر على أن الحرارة تلعب دورا يتبين من الحقيقة فى أنه عند وجود الأكسجين ، يكون ناتج التغيرات عاليا عند درجة الحرارة صفر ° مئوية ومنخفضا عند درجة الحرارة ٤٠° مئوية ولكن العكس يحدث عند استبدال الأكسجين بالهليوم (جايلز ١٩٥٤) • فتأثير الحرارة ، اذا ،ليس واضحا تماما ، وقد يكون أيضا أن كلا من الالتحام الارتدادى والانفصام يتأثر بالحرارة لا سيما وأن المعاملة بالحرارة قبل أو بعد التشعيع ذات تأثير قليل نسبيا •

وخطا توداى وريد (١٩٤٧) خطوة واسعة نحو فهم ميكانيكية فعـل الاشعاعات المؤينة ، فقد بينا أن التغيرات الكروموسـومية منخفضـة كثيرا عند اجراء تعريض الخلايا تحت ظروف الافتقار الى الأكسجين • وقد أمكن عمليا بيان أن وجود أو غياب الأكسجين هو المسئول عن تحديد حساسية الكروموسومات للاشعاعات المؤينة من الحقيقة بأنه من الممكن للايدروجين أو الأرجون أو الهليوم الحلول محل الأكسجين وكان الناتـج النهـائى من التغيرات واحدا تقريبا • وفوق ذلك ، فانه لابد من وجود الأكسجين أثنـاء التعريض ليكون فعالا فقد كان التغيير فى المعدل الأكسجينى ، قبل أو بعد التشعيع ، عديم التأثير على الخلايا المشععة • واتسعت هذه الكشوف حتىشملت الطرز الأخرى من أضرار الاشعاع ، أى معدلات الانقسام الميتوزى ولزوجة الكروموسومات والحالات المميتة وتفكيك بلمرة الأحماض النووية • ومنالواضح الآن أن افتقار الأكسجين وسيلة فعالة جدا فى تقليل أضرار الاشعاع (سوانسون وجونستون ١٩٥٥) •

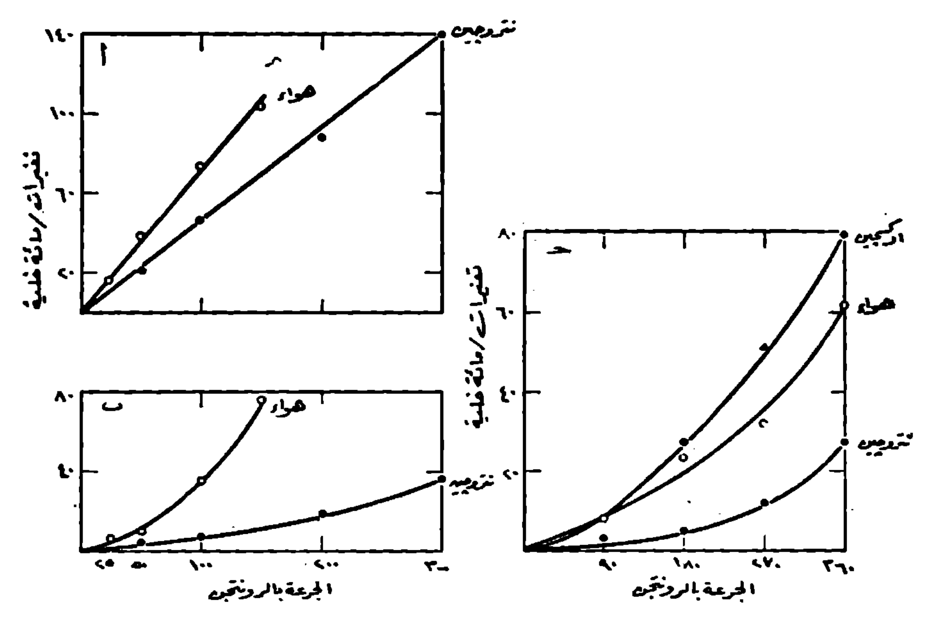
ويبين الشكل ١٠ ــ ١٤ علاقة معدل الأكسجين الى نسبة التغيـرات ، وواضح جدا استواء الخط البيانى بعد وصول المعدل الأكسجينى الى ما يوازى معدله فى الهـواء (٢١٪) لم يتحقق بعدها الا زيادة ضئيلة فى معـدل التغيرات وتتفق العلاقـات المبينة فى شكل ١٠ ــ ١٥ مع كل من تغـيرات الاصابة الواحة والاصابتين عند تغير الجرعة • وفى حالة اتخاذ التبادلات الكروموسومية (الانتقالات التبادلية) فى الترادسكانتيا كمقياس للتأثير ، نحصل على معامل للخفض حوالى ٢ر٥ تحت ظروف الافتقار الى الأكسجين



شكل ١٠ ــ ١٤ : العلاقة بين النسبة المئوية للاكسجين أثناء التعريض لأشعة -X وبين معدل حدوث التبادلات الكروموسومية فى الابواغ الصغيرة للترادسكانتيا • الجرعة ٤٠٠ رونتجن بمعدل ٥٠ رونتجن فى الدقيقة •

اذا قورن بالتعريض فى الهواء عند استعمال ٢٥٠ كيلو فولت ذروة الموجة Kvp • وقد وجد نفس معامل الخفض هذا للظواهر الأخرى المستحـــدثة بالاشعاعات طالما يظل نوع الاشعاع واحدا • غير أنه عند دراسة التغيرات الكروماتيدية وجد أن معامل الخفض (الذى يمكن أن يعبر عنه للســهولة بالنسبة $\frac{\text{التأثير فى الهواء}}{\text{التأثير فى النيتروجين}}$ أو $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$) كان ٥ر٢ فى الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين والتبادلات الكروماتيدية ولكنه كان حوالى ٤ر١ فقط للاقتضابات الكروماتيدية (رايلى و جايلز و بيتى ١٩٥٢) • وقد درس هـــذا الموضـــوع أكثـر من ذلـك والمعـــروف الآن أن النســـبة $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$ تختلف أيضا مع اختلاف المرحلة فى الانقسام المشعع (جدول ١٠ــ٧) •

وهكذا يمكن استخلاص أننا نتوقع بين طرز التغيرات المختلفة عوامل خفض متباينة . وأن أية نظرية فرضية تحاول تفسير هذه التأثيرات يجب أن تكون مرنة بحيث تعلل هذه التباينات فى عامل الخفض •



شكل ١٠ ـ ١٥ : العلاقة بين معدل التغيرات فى الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا وبين جرعات أشعة X- عند اجرائها فى جو من الهواء أو جو من النتروجين . (أ) اقتضابات كروماتيدية . (ب) اقتضابات متماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين (جـ) تبادلات كروموسومية .

وقد أصبحت هذه النقطة ذات أهمية خاصة فى الموضوع منذ أن تبين أن النسبة $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$ للتغيرات ترتبط ارتباطا وثيقا مع نوع الاشعاع المستخدم

جدول ١٠ ـ ٧

تباين النسبة $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$ للتغيرات الكروماتيدية فى الترادسكانتيا مع تغير مرحلة الانقسام (من سوانسون وشوارتز)

الجرعة = ١٥٠ رونتجن

عدد الساعات بعد التشعيع	نسبة (الهواء / النيتروجين) الاقتضابات الكروماتيدية	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التبادلات
٨	١ر١	٢ر٨	٢ر٩
١٢	١ر١	٢ر٦	٢ر٤
٢٤	١ر٠	٢ر٣	٢ر٠

فتأثير الافتقار الى الأكسجين يقل كثيرا عند استعمال أشعة الفا بدلا من أشعة -X (توادى وريد ١٩٤٩) فى حين أن النيوترونات تظهر علاقة وسطية (جايلز وبيتى و رايلى ١٩٥٢) • ولذلك فان كثافة الايونات التى يحدثها الاشعاع هى التى تحدد مقدار تأثير الأكسجين فيزداد تأثير الأكسجين كلما قلت كثافة التأين (جدول ١٠ ــ ٨) • وقد تمثل بشكل واضح هذا التأثير لنوع الاشعاع عندما درست التغيرات الكروماتيدية وكانت الاشعاعات المستخدمة هى أشعة جاما وثلاثة أنواع من أشعة -X (جدول ١٠ ــ ٩) • وتتزايد كثافة التأين للاشعاعات للميكرون الواحد من طول المسار مع انتقالنا من أشعة جاما الى أشعة -X ٥٠ Kvp • ففى الهواء ، تزيد الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين والتبادلات ، مع زيادة كثافة التأين • ولكن الاقتضابات الكروماتيدية تتخذ اتجاها عكسيا • وفى النيتروجين ينخفض الطرازان الأوليان من التغيرات بدرجة كبيرة • ولكن تدل نسب $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$ على أن التبادلات تظهر أعظم خفض مع أشعة جاما بينما تظهر

جدول ١٠ ــ ٨

النسب المئوية للخفض فى مجموع الانفصامات الكروماتيدية فى الترادسكانتيا نتيجة للتعريض لاشعاعات مختلفة فى غياب الأكسجين (من سوانسون ١٩٥٥)

الاشعاع	النسبة المئوية للخفض
أشعة جاما من كوبلت ٦٠	٥٩
أشعة -X ، ٢٥٠ Kvp ــ ٤ مم نحاس	٤٨ (٥٨)*
أشعة -X ، ١٠٠ Kvp ــ ١ مم ألومنيوم	٤٣
أشعة -X ، ٥٠ Kvp ــ غير مرشحة	٣٦
نيوترونات	٣٣*
جسيمات ألفا	صفر*

* البيانات التى فوقها نجمة من رايلى و بيتى (١٩٥٢) ومن جايلز و بيتى و رايلى (١٩٥٢) •

جدول ١٠ ـ ٩

معدل التغيرات الكروماتيدية المستحدثة فى الهواء وفى النيتروجين بوساطة أشعة جاما وأشعة -X فى الترادسكانتيا (من سوانسون ١٩٥٥) الجرعة = ١٥٠ رونتجن

الاشعاع	الجو	التغيرات فى كل مائة خلية		
		الاقتضابات الكروماتيدية .	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التبادلات
أشعة -X	الهواء	٤٩ر٣	٨٤ر٦	٣٥ر٣
٥٠ kvp	النيتروجين	٩٨ر٢	١٥ر٠	٩ر٥
غير مرشحة	نسبة الهواء/النيتروجين	٥٠ر٠	٥ر٦	١ر٩
أشعة -X	الهواء	٦٦ر٠	٦٢ر٥	٣٠ر٥
١٠٠ kvp	النيتروجين	٧٩ر٣	١٤ر٠	٧ر٣
١مم الومنيوم	نسبة الهواء/النيتروجين	٨٣ر٠	٣ر٩	٢ر٠
أشعة -X	الهواء	٧٨ر٠	٤٤ر٠	٢٨ر٠
٢٥٠ kvp	النيتروجين	٦٣ر٥	١٦ر٦	٦ر٠
٤مم نحاس	نسبة الهواء/النيتروجين	١ر٢٥	٢ر٧	٢ر٣
أشعة جاما	الهواء	٩٦ر٢	٣٢ر٥	٢٦ر٠
١ر١ ـ ١ر٣	النيتروجين	٥٠ر٥	١٤ر٠	٥ر٠
MeV	نسبة الهواء/النيتروجين	١ر٩	٢ر٣	٢ر٣

الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين أعظم خفض مع أشعة -X ٥٠ kvp . ومن ناحية أخرى ، نجد أن نسب $\frac{\text{الهواء}}{\text{النيتروجين}}$ فى الاقتضابات الكروماتيدية توازى فى اتجاهها النسب التى تعطيها التبادلات. غير أنها مع أشعة -X الخفيفة (٥٠ و ١٠٠ kvp) قد تزيد بدلا من أن تنقص . وانه ليبدو أن الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين والتبادلات تتحول الى اقتضابات كروماتيدية ، ربما عن طريق عملية ترميم

جزئى أو التحام ارتدادى وبذلك تعوض الخفض الناتج عاديا من التشعيع تحت أروف الافتقار الى الأكسجين أو قد يتعدى الأمر مجرد التعويض ٠

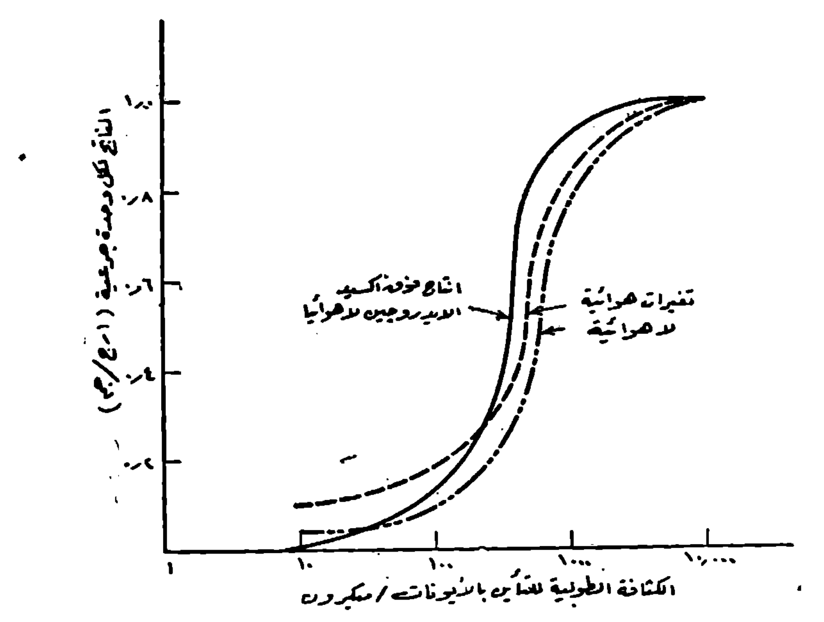
ويمكن أن يؤثر الأكسجين على الناتج النهائى من التغيرات المستحدثة باحدى ثلاث طرق (جايلز ١٩٥٤ ، ١٩٥٥) : (١) عن طريق تحديد معدل الانفصامات ٠ وهذا بدوره يحدد معدل التغيرات ، و (٢) عن طريق تعديل الأيض فى الخلية بشكل ما بحيث يؤثر فى حساسية الكروموسومات للاشعاعات و (٣) عن طريق تشجيع الالتحامات الجديدة ، التى تؤدى الى التغيرات ، على حساب الالتحامات الارتدادية ، التى تستعيد الحالة الاصلية للكروموسومات ٠

وتدعم بقوة دراسات فى الدروسوفلا الاحتمال الثالث الذى أفترضه شوارتز (١٩٥٢) ، حيث وجد أن فقد كروموسومات -X الحلقية ، كما يدل على ذلك اختلال النسب الجنسية ، لا يعرض أى تأثير للأكسجين ، مع أننا كنا نتوقع تأثيرا واضحا له اذا كان المعدل الأكسجينى يحكم انفصام الحلقة (بيكر و فون هال ١٩٥٥) ٠ ويأتى تعضيد الاحتمال الثانى من تغير حساسية الكروموسومات للاشعاعات أثناء الدورة الخلوية ، بينما ظهر أن الجمع بين كل من أول أكسيد الكربون وثانى أكسيد الكربون مع الهواء يؤدى الى زيادة معدل التغيرات (كنج وشنيدرمان وساكسى ١٩٥١ ، كنج وشنيدرمان ١٩٥٢ ، شنيدرمان وكنج ١٩٥٣) ٠ والكيفية التى يعمل بها ثانى أكسيد الكربون كعامل مساعد للأكسجين الموجود فى الهواء لا تزال لغزا يحتاج الى تفسير ٠ أما عن أول أكسيد الكربون فهو سم لاكسيداز السيتوكروم وتعطيل هذا الانزيم فقد ينبه البروتينات الفلافية الى درجة أكبر من النشاط كأكسيدازات طرفية وهكذا تؤدى الى تكوين فوق أكسيد الايدروجين بدرجة أكبر ٠ ويمكن للأكسجين وحده أحداث نفس النوع والمقدار من الضرر الذى يلحقه الاشعاع من حيث انتاج التغيرات (كونجر وفيرتشيلد ١٩٥١) ، وتشير حقيقة أن السيانيد يمنع هذا التأثير مرة ثانية الى احتمال وجود دور يلعبه اكسيداز طرفى لم يعرف بعد ٠

وهذه الاحتمالات الثلاثة ليست متنافية الوقوع وقد تشترك جميعا فى أساس للتأثير عن طريق الدور المحتمل لثانى أكسيد الايدروجين فى انتاج الانفصامات الكروموسومية ٠ ويبدو أن البيانات السابقة ، باحتمال استثناء

المعلومات الخاصة بالكروموسومات الحلقية ــ تتفق الى درجة كبيرة مع النظرية الفرضيه فى أن المعدل الأكسجينى ، عند تحديده لمعدل التغيرات ، يقوم بذلك عن طريق تعديل معدلات الانفصامات (جايلز ١٩٥٤ ، سوانسون ١٩٥٥ ، جراى ١٩٥٣ ب) . ولكن تبين بجلاء دراسات وولف ، التى سنبحثها فيما بعد أن كلا من عمليتى الانفصام واعادة الالتحام تعتمدان على الأكسجين . ومن المعتقد أن انحلال الماء بالاشعاعات ، وما يلى ذلك من تكوين يد$_2$أ$_2$ فى الكروموسوم أو فى الجيرة المباشرة له ، مسئول عن جزء من انفصامات الكروموسومات بالاشعاعات المؤينة ، وربما أن الجزء الآخر ينتج من التأين المباشر ولا يتأثر بالمعدن الأكسجينى .

ولهذا يحق لنا أن نتكلم عن تأثيرات الاشعاع « المباشرة » « وغير المباشرة » ويمكن وقوع التأثيرات المباشرة فى حالة الافتقار التام الى الأكسجين وللآن لا يوجد عامل للوقاية مطلق فى حمايته كما أنه ليس من المحتمل العثور على مثل هذا العامل . أما التأثيرات غير المباشرة التى تنشأ من نواتج تحلل الماء المشعع فهى تبعد خطوة كيميائية واحدة على الأقل من الانفصام الكروموسومى . وفى الغالب عند تعرض الماء للاشعاع يتأين الى الشقين ا يد ، يد ، ويؤدى



شكل ١٠ ــ ١٦ : العلاقة بين كثافة ايونات الاشعاع وبين انتاج يد$_2$أ$_2$ فى محلولات مائية وبين معدل حدوث التغيرات الكروموسومية .

تفاعل هذين الشقين الواحد منهما مع الآخر ومع الغازات الذائبة الى تكوين يد ا٢ أو يد٢ ا٢ وكلاهما شديد التفاعل مع غالبيـة الجزيئـات العضـوية ويتصل تكوينهما مباشرة بالمعدل الاكسجينى عند استخدام أشعـة X أو أشعة جاما ولكن عند استخدام النيوترونات أو أشعة الفا كثيفتى التأين فان تكوينهما يكون غالبا مستقلا عن المعدل الاكسجينى · ويتوازى عن قرب معدل تكوين فوق اكسيد الايدروجين ، ويؤخذ كدالة للكثافة الطولية للتأين ، مع معدل تكوين التغيرات (شكل ١٠ ــ ١٦) · ولهذا السبب فان علاقة مقدار التأثير الاكسجينى مع نوع الاشعاع تصبح ذات معنى مفهوم تماما عند نظره فى ضوء كيمياء الاشعاعات · وتتفق أيضا الحقيقة فى أن المعـــدل الاكسجينى أثناء وقت التعريض ، وليس قبله أو بعده ، مع النظرية الفرضية بأن الاكسجين جزء من نظام تفاعلى يحدد معدل الانفصام ·

والتفاعلات الكيميائية الرئيسية فى الماء المشعع تكون كالآتى :

٣يد٢ا ———— يد٢ ا٢ + يد٢

يد٢ا ———— يد + ا يد

يد + ا٢ ———— يد ا٢ (١)

٣ يد ا٢ ———— يد٢ آ٢ + ا٢ (٢)

يد + يد ا٢ ———— يد ٢ا٢ (٣)

وتقع تفاعلات أخرى تميل الى تحليل يد٢ا٢ الى يد٢ا ، وكذلك الى التخلص من يد ا٢ · ولكن التفاعلات الثلاثة الموضحة عاليه تدل على أن ا٢ ويد٢ مهمان لتكوين يد٢ ا٢ و يد ا٢ المفروض أنهما المادتان الفعالتان · وقدأمكن بيان أهمية يد فى التفاعل رقم ٣ لتكوين يد ٢ا٢ فى الماء (ابرت ١٩٥٥) · غير أننا مازلنا فى حاجة الى تحديد علاقة مماثلة مع انفصام الكروموسومات · ولا تعرف للآن الخطوات الكيميائية المباشرة التى تهاجم بها هاتان المادتان الفعالتان الكروموسوم وتحدث به الانفصام · ولكن الدور الذى يلعبه ا٢ فى التأثير غير المباشر للاشعاعات أمر مقطوع به تماما ·

انفصام الكروموسومات بوساطة المواد الكيميائية

وقبل محاولة تنسيق بيانات الاشعاع فى نظام نموذجى يربط الأحداث

الفيزيائية والكيميائية الاشعاعية بانفصام واعادة التحام الكروموسومات ، يجدر بنا أن نبحث ، عن طريق المقارنة ، تأثيرات المطفرات الكيميائية على انتاج التغيرات • وتشير الادلة الى أن الاشعاعات ليست نوعية فى تأثيرها على الانفصام حيث تكون نقط الانفصام موزعة عشوائيا بين الكروموسومات وعلى مدى طول ذراعى كل منها • أما عن التوزيع غير العشوائى للتغيرات فهو ، من ناحية أخرى ، ينتج من التوزيع غير العشوائى للالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة • ومنذ اكتشاف امكان المواد الكيميائية أن تحدث التغيرات (يوريثين ، أولكرز ١٩٤٣ ، ١٩٥٣) ، وغاز الخردلومشتقاته ، (أورباخ وروبسون ١٩٤٧ ، أورباخ ١٩٥١) والامل معقود على العثور على مواد كيميائية ذات مفعول نوعى محدد يمكنها احداث طفرات أو تغيرات معينة ، وبذلك يتيسر الحصول على معلومات عن التركيب البنائى للجين والكروموسوم لم نكن لنستطيع الحصول عليها بالطرق العادية المألوفة •

ورغم اكتشاف أن سلسلة طويلة من المواد الكيميائية لها تأثيرات على الكروموسومات فان هذا الامل لم يتحقق ، فالمواد الكيميائية الفعالة لاتنتمى الى أى طراز معين ، والمفروض أن فعلها متنوع كتنوع تركيبها ، فالبعض منها مثل الكولشسين ، من سموم الانقسام الميتوزى ، فتحدث عرقلة عامةللانقسام الميتوزى أو اتلافا للمغزل • والبعض الاخر ، مثل أنواع الخردل والدائ ابوكسيدات وبعض مشتقات البيورين ، شبيهة بالاشعاعات من حيث ان تأثيراتها تماثل التأثيرات التى تحدثها الاشعاعات المؤينة • غير أن البعض يحدث لزوجة دون انفصام والبعض يحدث انفصاما دون لزوجة والبعض يحدث كلتا الظاهرتين (داماتو ١٩٥٠ ، ليفان ١٩٥١ ، كيلمان ١٩٥١ ،١٩٥٢ أ ، ب) ولم يمكن للآن ربط تباين مفعولها مع تركيبها أو تفاعلها الكيميائى • غير أن درجة نفاذها لها بالطبع أهمية عظمى • وكما بين كيلمان تقع البيورينات فى فئتين : القابلة للذوبان فى الليبويدات والقابله للذوبان فى الماء فللأولى تأثير على كروموسومات الخلايا فى دور الراحة حيث يمكنها النفوذ من الغشاء النووى ، أما الثانية فقد لا تتمكن ، اذا كانت فعالة من أن تهاجم الكروموسومات الا بعد انحلال الغشاء النووى فى أواخر الدور التمهيدى • ونتيجة لذلك فان أوقات تأثيرها الفعال قد يختلف •

ويقتضى موضوع نفوذ المطفراتالكيميائية استنباط طرق فنيةللتعريض• ففى الدروسوفلا ، يجب أن يصل المطفر الى الخلايا الجنسية او الخلايا التى

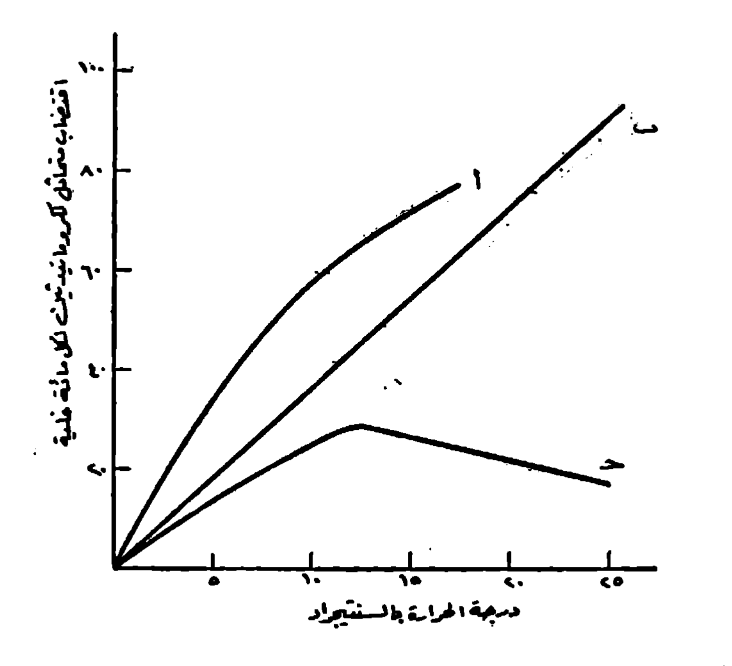
تتولد منها ، وقد استنبطت طرق فنية للتغذية أو للحقن أو للتعريض للغازات (مثلا غاز الخردل) . أما فى النباتات ، فان أصلح الطرق لتحقيق هـذا الغرض هو استخدام خلايا الأطراف الجذرية وكان كل من الآليوم والفيشيا أكثر النباتات شيوعا فى الاستعمال لهذا الغرض (ليفان ١٩٥١) .

وعلى الرغم من أن عددا كبيرا من المواد الكيميائية المتباينة ، التى تختلف كثيرا فى تركيبها وتفاعلها ، لها القدرة على احداث تغيرات ، فاننا سنوجه الاهتمام فقط الى المواد التى درست فى استفاضة ، وهى مختلف غازات الخـردل ومشتقاتها (يد ن٣) ، وواحـد من ثنائى الابوكسيد وهـو ثنائى (٢ : ٣ ـ أبوكسى بروبيل) الأثير (DEPE) ، و ٨ ـ ايثوكسى كافيين (EOC) ، ومضاد الاوكزين ، هيدرا زايد الماليك (MH) . والى الآن ، ليس من الممكن القول كيف يمكن لأية من هذه المواد الكيميائية أن تؤثر على الكروماتين بحيث يؤدى ذلك الى استحداث التغيرات ، ولكنه من الواضح أنها فى نفس الوقت الذى تختلف فيه كل منها عن الأخرى من حيث المفعول ، فانها جميعا تختلف فى عملها عن الاشعاعات المؤينة أو الكيموضوئية. ويعتبر MH أشد شبها كيميائيا الى EOC منه الى أى من DEPE أو يد ن٣ . كما يعتبر كلا MH و EOC من المركبات غير النشيطة نسبيا تفاعليا ، فى حين أن DEPE ويد ن٣ يتميزان بنشاط تفاعلى مرتفع مع أى جزىء عضوى تقريبا . ومن الممكن عزو التأثير المطفـر لكل من MH و EOC الى الحقيقة فى أن كليهما يتمتع بتشابه تركيبى مع قواعد الحامض النووى : فالمركب EOC مشتق بيورينى فى حين أن MH شبيه تركيبى للبيراميدين ، يوراسيل . ومن بين هذه المطفرات ، MH هو الوحيد الذى يتمتع بخواص حامضية ظاهرة . وينعكس هذا فى الاعتماد الشديد الذى يظهره هذا المركب فى فاعليته على الأس الايدروجينى pH فهـو مطفر قوى عند pH ٥ر٤ ولكنه غير فعال نسبيا عند pH ٠ر٧ أو أكثر (كيلمان ١٩٥٦) مما يشير الى أن الصورة غير المؤينة من الجزىء أكثر سهولة فى نفوذها من الصورة المؤينة .

وعلى الرغم من تشابههما فى التركيب فان التأثير المطفر للمركب MH لا يشبه تأثير EOC أكثر مما يشبه تأثير يد ن٣ أو DEPE . وتظهر التغيرات المستحدثة من المواد MH ويد ن٣ و DEPE بعد فتـرة تتراوح من ٨ الى ١٢ ساعة من التعريض مما يدل على أن وقت التفاعل ، على

الاقل فى الأطراف الجذرية للفيشيا ، هو الدور البينى المبكر (ريفل ١٩٥٣ وماكلينش ١٩٥٣) • أما المستحدثة من EOC فتظهر بعد ساعتين من المعاملة مما يدل على أن عملها يجرى فى الدور البينى المتأخر أو فى أوائل الدور التمهيدى (كيلمان ١٩٥٥) • وعلاقة الفاعلية بالحرارة تتبع طابعا مماثلا • فزيادة درجة الحرارة أثناء فترة التعريض تزيد من فاعلية المواد MH ويد نم و DEPE • أما EOC من ناحية أخرى ، فيصل الى ذروة للفاعلية عند ١٢ مئوية وتتناقص فاعليته مع تزايد أو تناقص الحرارة عن هذه الدرجة (شكل ١٠ ــ ١٧) •

ومن ناحية أخرى فان فاعلية EOC و MH تتأثر كثيرا نتيجة لتخفيض تركيز الاكسجين أثناء التعريض ولكن لا تتأثر فاعلية DEPE من ذلك (جدول ١٠ ــ ١٠) فى حين كان لكل من المعاملة السابقة واللاحقة بمادة ٢ر٤ ــ داى نيتروفينول (DNP) ، وهو عامل يفصل عملية الفسفرة من دورة التنفس ، تأثير متباين (جدول ١٠ ــ ١١) • ومن العسير تفسير



شكل ١٠ ــ ١٧ : علاقة درجة الحرارة بانتاج الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين فى خلايا الأطراف الجذرية للفيشيا بالكيماويات هيدرازيد الماليك (ب) ثنائى (٢ : ٣ ابوكسى بزوبيل) الاثير (جـ) ٨ ــ ايثوكسى كافيين •

هذه النتائج فيما يتعلق بمسلك تفاعل المطفر الكيميائى ، ولكنها تشير الى أن الفسفرة المؤكسدة تتصل على نحو ما بطريقة تفاعلها . وتؤكد فى نفس الوقت أن كل مطفر له طابعه الخاص فى العمل .

جدول ١٠ ـ ١٠

التغيرات الكروماتيدية المستحدثة فى خلايا الأطراف الجذرية للفيشيا بوساطة المطفرات الكيميائية فى وجود الاكسجين (الهواء) وفى غيابه (نيتروجين) (كيلمان ١٩٥٦) .

المطفر	الجـو	فترة العودة للحالة الطبيعية بالساعات	التغيرات فى كل مائة خلية	
			الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التبادلات
EOC	هواء	٥ر٥	١٤ر٥	٩٤ر٥
	نيتروجين	٥ر٥	١ر٨	٢ر٨
	هواء	١٩	٧١ر٦	١٧ر٠
	نيتروجين	١٩	٢ر٦	٠ر٨
MH	هواء	٢٤	٦٦ر٨	١٢ر٨
	نيتروجين	٢٤	١٨ر٣	٢ر٨
	هواء	٤٨	٣٠ر٠	١١ر٥
	نيتروجين	٤٨	١٤ر٠	٣ر٥
DEPE	هواء	٢٤	٤٤ر٠	٧ر٥
	نيتروجين	٢٤	٤٤ر٠	١٧ر٠
	هواء	٤٨	٥٤ر٠	٣٢ر٥
	نيتروجين	٤٨	٦٨ر٠	١٩ر٠

جدول ١٠ ـ ١١

التغيرات الكروماتيدية المستحدثة فى الأطراف الجذرية للفيشية بوساطة المطفرات الكيميائية مع معاملة سابقة أو لاحقة بالمادة ٢ر٤ ـ داى نيتروفينول (DNP) (كيلمان ١٩٥٦)

المطفر	المعاملة بالمادة DNP	فترة العودة للحالة الطبيعية	التغيرات فى كل مائة خلية: الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التغيرات فى كل مائة خلية: التبادلات
EOC	ــــ	٢٢	٣٩ر٥	١ر٠
	سابق	٢٢	١ر٢	٠ر٠
	ــــ	٢٤	٤٥ر٠	٥ر٠
	لاحق	٢٤	٤٢ر٠	٢ر٠
MH	ــــ	٢٤	٦٥ر٠	١٣ر٠
	سابق	٢٤	١١ر٠	٢ر٠
	ــــ	٢٤	٧٢ر٠	١٣ر٠
	لاحق	٢٤	١٥ر٠	٥ر٠
	ــــ	٤٨	٤١ر٠	٩ر٠
	سابق	٤٨	٤ر٠	٣ر٠
	ــــ	٤٨	٤٨ر٠	١٣ر٠
	لاحق	٤٨	٦٣ر٠	١٨ر٠
DEPE	ــــ	٢٤	٣٠ر٠	٦ر٠
	سابق	٢٤	١٦ر٠	٢ر٠
	ــــ	٢٤	٢٣ر٠	١٣ر٠
	لاحق	٢٤	٣ر٠	٢ر٠
	ــــ	٤٨	٤٦ر٠	٢١ر٠
	سابق	٤٨	٦٧ر٠	٤٥ر٠
	ــــ	٤٨	١٠٣ر٠	٧٠ر٠
	لاحق	٤٨	٥٨ر٠	٢٧ر٠

وتتأكد الاختلافات بينها اذا بحثنا نوعية كل منها من حيث مواضع عملها الذى يؤدى الى توزيع غير عشوائى للتغيرات (جدول ١٠ ــ ١٢) ٠ وقد فرضنا فى حالة الاشعاعات المؤينة أن توزيع الانفصامات فى الكروموسومات يكون عشوائيا فيما يتعلق بكروموسومات معينة أو مناطق معينة من الاذرع الكروموسومية ، وفرضنا فوق ذلك أن التوزيع غير العشوائى للتغيرات هو نتيجة توزيع غير عشوائى للالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة ٠ أما فى حالة المطفرات الكيميائية فيظهر فى جلاء واضح أن توزيع التغيرات غير عشوائى ويدل على أن هناك مراكز فى الكروموسومات تهاجمها المواد الكيميائيه تفضيليا ٠ ويظهر هذا بكل جلاء عندما يكون التركيز الفعال للمطفر منخفضا ٠ حيث ان استعمال فائض من المطفر يميل الى اخفاء عدم العشوائية ٠ وفى خلايا الأطراف الجذرية فى الفيشيا ، تحدث كل من مادتى يد ن٢ و DEPE تركيزا كثيفاً من التغيرات فى مناطق هتروكروماتينية فى منتصف الأذرع الطويلة للكروموسومات القصيرة (فورد ١٩٤٩ ، لوفليس وريفل ١٩٤٩ ، لوفليس ١٩٥٣ ، ريفل ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) ٠ ويتحدد أيضا وقوع التغيرات المستحدثة بالمادة MH فى الهتروكروماتين ، ولكن فى هذه الحالة تشمل التغيرات كتلتين من الهتروكروماتين تقعان على جانبى سنترومير الكروموسوم الطويل الذى يحمل التابع (دارلنجتون وماكليش ١٩٥١ ، ماكليش ١٩٥٣) ٠ فمن بين ٢٠٢ تغير مستحدث بالمادة MH كان ١٩٤ منها واقعا فى واحدة أو الأخرى من هاتين المنطقتين ٠ فى حين أن مادة EOC انحصر تأثيرها الرئيسى فى نفس الكروموسوم ولكن فى هذه الحالة شمل الجزء الاكبر من التغيرات منطقة النوية (كيلمان ١٩٥٦) ٠ وكما بينا عاليه ، فان درجة عدم عشوائية التغيرات المستحدثة بالمواد الكيميائية تتوقف جزئيا على تركيز المطفر ، كما تتوقف أيضا على الوقت الذى يمضى بعد التعريض (جدول ١٠ ــ ١٢) حيث تكون فى أوج ظهورها بعد ٢٢ الى ٢٤ ساعة من التعريض فتكون أعلى من أى وقت سابق أو لاحق لهذه الفترة ٠

وكثيرا ماقدم الاقتراح بأن المواد الكيميائية والاشعاعات المؤينة تحدث الانفصامات فى كروموسومات الدور البينى لأنها تتداخل مع عملية تخليق الحامض النووى ٠ وليس هناك دليل حاسم يثبت أو ينفى هذه الفكرة ، ولكن تباين أوقات ومواضع عمل المطفرات الكيميائية ، وقدرة الاشعاعات

جدول ١٠ ــ ١٢

توزيع الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين فى خلايا الاطراف الجذرية للفيشيا بعد التعريض للمطفرات الكيميائية • (كيلمان ١٩٥٦)

المطفر	فترة النقاهة بعد التعريض	التغيرات فى كل مائة خلية			
		الاختناق النويى للكروموسوم الطويل	هتروكروماتين سنتروميــر الكروموســوم الطــويل	الهتروكروماتين الوسـطى فى الكروموســوم القصــيرة	ما عدا ذلك
EOC	٢٢	٣٢ر٥	٥ر٠	١ر٠	٥ر٥
MH	٢٤	صفر	٤٥ر٠	٢ر٠	٩٠ر٠
	٤٨	صفر	١٠ر٠	٢ر٠	٦ر٠
DEPE	٢٤	صفر	٣ر٠	٢٢ر٠	١٢ر٠
	٤٨	١ر٠	٤ر٠	١٥ر٠	٢٥ر٠

المؤينة يدلان على فصم الكروموسومات فى جميع مراحل الانقسام الخلوى • وتباين الفاعلية للمطفرات والاشعاعات تحت ظروف افتقار الأكسجين وفى وجود كابتات لعمليات الأيض التأكسدية . على أنه لا يمكن أن يفسر اضطراب مستحدث لتخليق الحامض النووى كل هذه المعدلات التى صادفناها • وكما سنبحثه فى الجزء القادم ، انه ليبدو أن مهاجمة الكروموسوم ممكنة عن طريق مسالك مختلفة ، غير أنه من المحتمل أن يكون للمطفرات الكيميائيــة والاشعاعات مسلك أيضى مشترك يحدد ، جزئيا على الأقل ، درجة الضررالذى يلحق بالكروموسومات المعرضة •

الكيفية التى تستحدث بها التغيرات الكروموسومية

لا يمكننا ، للآن ، أن نقرر فى ثقة كيفية استحداث الاشــعاعات أو المطفرات الكيميائية للتغيرات فى الكروموسومات ، ولكن الشكل ١٠ ــ ٩٨

محاولة لتصوير الآراء الحالية عن التفاعلات على المستويات الكروموسومية والفيزيائية الكيميائية داخل النواة ، أثناء وبعد التعريض للعوامل المطفرة ٠ ومع أن الخطوات الرئيسية التى بيناها معروفة ببعض من الثقة الا أنه يبدو أن الاحتمال متكافىء فى أن تصبح سلسلة الاحداث أكثر تعقيدا اذا ما أجريت تجارب أكثر احكاما ٠

والقسمان الرئيسيان من الأحداث ، على المستوى الكروموسومى ، هما « الانفصام » و « اعادة الالتحام » ٠ ولكن الظاهر أن كلا منهما قابل للتجزئة فبالنسبة لقسم احداث الانفصام فانه من غير المحتمل أن تكون جميع الانفصامات تتألف من كروماتيدات أو كروموسومات تامة الانفصام ٠ وعلى الرغم من تعذر تقدير كل منهما ، فان الرأى بوجود انفصامات كامنة يمكن التمييز بينها وبين الانفصامات الواقعية (توداى ١٩٥٣) يرجع اكتساب الاعتقاد به الى دراسات الجمع بين معاملتى أشعة X- وأشعة ما تحت الأحمر فى الترادسكانتيا (سوانسون ويوست ١٩٥١) وكذلك من الدراسات الوراثية التى أجريت فى الدروسوفلا بغاز الخردل (أورباخ ١٩٥١) ٠وفيما يتصل بالاشعاعات فانه من المحتمل ان تكون كثافة التأين الطولية هى العامل الرئيسى الذى يحدد طيف الضرر الكروموسومى (كيربى ـ سميث ودانيالز ١٩٥٣ ، سوانسون ١٩٥٥) أى أنه كلما زادت كثافة التأين الطولى زادت الانفصامات الواقعية بالنسبة الى الانفصامات الكامنة ٠ ويبدو أنه من المحتمل بالرغم من صعوبة الاثبات ، أن مستوى الأكسجين فى الخلية قد يكون أيضا عاملا يسهم فى تحويل الانفصامات الكامنة الى انفصامات واقعية لها القدرة على تكوين تغيرات مرئية ٠

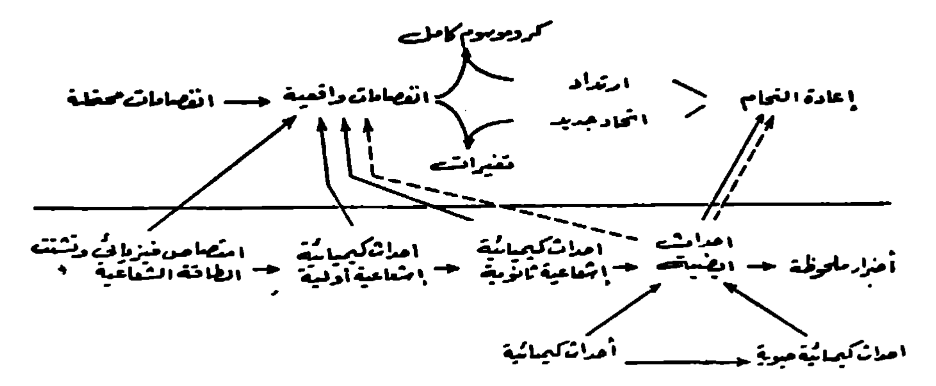
أما بالنسبة لنظام اعادة الالتحام فيمكن تقسيمه الى « الالتحامات الارتدادية » و « الالتحامات الجديدة » وهما عمليتان تتنافسان فى التخلص من الأطراف الكروموسومية المفصومة فى النواة ٠ ويجرى الالتحام الارتدادى بالأغلبية العظمى من الانفصامات حيث قد قدر « لى » (١٩٥٥) أن العشر منها فقط يحقق تكوين تغيرات مرئية يمكن كشفها ٠ ولكنا للآن ، لسنا واثقين مما اذا كان الالتحام الارتدادى يتضمن ترميم الانفصامات الكامنة أو اعادة التحام انفصامات واقعية (مفتوحة) أو كليهما ٠

على أن حقيقة أنه يمكن فعلا فصل عملية الالتحام عن عملية الانفصام

لهى أكثر أهمية لكى تتفهم الأحداث المتضمنة • فمنذ وقت طويل ونحن نعرف أن التحام الأطراف المفصومة فى الدروسوفلا ، يتأخر كثيرا حتى يدخل الاسبرم البيضة ويتم أثناء الاخصاب • وفى الترادسكانتيا ، تبقى الانفصامات الكروماتيدية مفتوحة لفترة أربع أو خمس دقائق فى المتوسط ، بينما قد تبقى الانفصامات الكروموسومية متوافرة للالتحامات الجديدة لفترة تصل الى الساعة (ساكس وكنج ولويبولد ١٩٥٥) • وفى خلايا الأطراف الجذرية فى الفيشيا ، يمكن فصل نظام اعادة الالتحام من الانفصام واجراء التجارب على ذلك (وولف وأتوود ١٩٥٤ ، وولف ولويبولد ١٩٥٥) وقد أمكن بيان أن عملية الالتحام حدث يتطلب طاقة وانه يمكن تاخيرها بوساطة كوابت مثل ٢ر٤ ــ ثنائى نيتروفينول (DNP) والسيانيد وأول أكسيد الكربون فى الظلام ودرجات الحرارة المنخفضة •

وتشير هذه الدراسات الى اشتراك عمليات الأيض المؤكسدة وقد اقترح ولف أن الطاقة اللازمة لاعادة الالتحام تستمد من روابط الفوسفات الغنية بالطاقة المتولدة من عمليات الفسفرة المؤكسدة • وتبين دراساته ، فوق ذلك ، أن النظام المؤكسد الذى يحكم عملية اعادة الالتحام حساس جدا لمقادير صغيرة من الاشعاع ، وأن التشعيع تحت ظروف الافتقار الى الأكسجين يحمى النظام من ضرر الاشعاع • ولا يعرف ما اذا كان النظام المؤكسد نوويا أو سيتوبلازميا الا أن دراسات آلفرى وميرسكى وأوزاوا (١٩٥٥) الحديثة على النويات المفصولة من الغدة السعترية فى العجول ، تشير الى وجود عمليات مؤكسدة تعطى روابط فوسفات غنية بالطاقة داخل النواة • وكان المعتبر ، قبل ذلك ، أن هذه العمليات قاصرة على الميتوكوندريات •

وتمثل الاحداث الفيزيائية والكيميائية المرسومة فى شكل ١٠ ــ ١٨ تعديلا لنظام سابق اقترحه لاتارجيه وجراى (١٩٥٤) • فالعوامل الرئيسية التى تحدد مقدار ونوع الأحداث هى : الجرعة وشدة الاشعاع ونوعه • فنتوقع مثلا أن تحدث جسيمات ألفا الكثيفة التأين طابعا مختلفا من الأحداث ، نوعا وكما ، عن الذى تحدثه أشعة جاما أو أشعة -X اللتان تقلان عنها فى كثافة التأين • وتتبع غالبا الأحداث الاشعاعيه الكيميائية التى ناقشناها سابقا من تأثيرات الاشعاع على الماء ، ويلعب الاكسجين دورا هاما فى السيطرة على الخطوات التى تتضمنها هذه الاحداث •



شكل ١٠ ـ ١٨ : بيان تخطيطى يوضح العلاقة الممكنة بين الأحداث الفيزيائية والكيميائية فى الخلية الناشئة من التعرض للاشعاعات أو للمطفرات الكيميائية وبين الاحداث التركيبية التى تقع بالكروموسومات • تدل الاسهم المرسومة بالخطوط المتصلة على احتمال وجود تفاعلات اشعاعية ـ كروموسومية والمرسومة بالخطوط المتقطعة على احتمال وجود تفاعلات مطفر كيميائى ـ كروموسومى انظر النص فى الكتاب للتفسير والشرح •

وقد أقيم فارق بين الأحداث الاشعاعية الكيميائية الابتدائية والثانوية • ويمكن اعتبار الاولى أنها تشمل تكوين نواتج تحلل الماء المؤين القصيرة العمر ، واعتبار الثانية أنها تشمل فوق الاكسيدات الأطول عمرا والتى تستمر فى التفاعل بعد وقف الاشعاع • ويشير بشدة استمرار انحلال الحامض النووى المشعع بعد وقف الاشعاع الى وجود مشتقات من فوق الأكسيدات هذه أو شبيهاتها الطويلة العمر نسبيا ، وعلى الأخص لأنه فى غياب الأكسجين ، لا تتكون مثل هذه المشتقات ولا يستمر الانحلال المتواصل (بتلر وسمسون ١٩٥٥) • غير أن تعريف الطبيعة الدقيقة للمواد المتفاعلة وللتفاعلات مازال ينتظر التحديد •

وتدل دراسات وولف ، التى بحثت فيما سبق ، والبيانات المدرجة فى جدولى ١٠ ـ ١٠ و ١٠ ـ ١١ على وجوب اعتبار خطوات أيضية معينة كجزء من سلسلة الأحداث التى تؤدى الى التلف الكروموسومى • ويبين الشكل ١٠ ـ ١٨ طائفة واحدة من هذه الأحداث الأيضية • ولكن ليس من المؤكد ما اذا كانت الاشعاعات والمطفرات الكيميائية تتشارك فى خطوات معينة أو أن لكل منها مسلكه الفريد الخاص به فى التفاعل •

وتشير الاحداث الكيميائية والكيميوحيوية المبينة فى أسفل جدول

١٠ ـ ١٨ الى طرق محتملة يمكن للمطفرات الكيميائية أن تؤثر على الكروموسومات وانه ليبدو فى أول الأمر أن للمركبات الخردلية والداى أبوكسيدات ، نظرا لكونها عوامل شديدة التفاعل ، نشاطا كيميائيا بسيطا (لا انزيميا) وأنها لا تدخل فى طور التفاعلات الكيميائية الحيوية (الانزيمى) الا فيما بعد • وتشير الى ذلك الحقيقة فى أن المادة DEPE يكبت عملها معاملة لاحقة بالمادة ٢و٤ ـ داى نيتروفينول (DNP) الى حد أكبر من معاملة سابقة بنفس المادة • ومن ناحية أخرى ، نجد أن المادتين MH و EOC لكونهما من مشتقات قواعد الأحماض النووية ، يحتمل أن تعملا كمواد مضادة للأيض وتدخل سلسلة الأحداث مباشرة عن طريق مسلك كيميائى حيوى • وتتضمن فى آخر الأمر جميع المطفرات الكيميائية التى بحثناها جزءا من الجهاز المؤكسد فى الخلية (كيلمان ١٩٥٦) وهنا يقع الاشتباه فى عمليات الفسفرة المؤكسدة غير أن الحقيقة فى أن السيانيد يشبه فى تأثيره تماما تأثير الافتقار الى الأكسجين يتضمن ادخال انظمة السيتوكروم فى الأمر وهى فى حدود ما نعلمه ، توجد فى الميتوكوندريات • ولهذا ، فانه يظهر أن التداخل مع أى جزء من الايض المؤكسد فى الخلية سيؤدى فى نهاية الأمر الى تداخل فى عمل أى مطفر كيميائى وعلى هذا الاساس يمكن النظر الى الفسفرة المؤكسدة كاحدى الخطوات النهائية مع تأخير النظام التنفسى المؤكسد خطوة أو أكثر

وأية محاولة للربط بين الأحداث التى تقع على المستويين الفيزيائى والكيميائى مع الأحداث التى تقع على المستوى الكروموسومى ، لايمكن اعتبارها سوى مجرد اقتراح • ولا تعنى الأسهم فى الشكل ١٠ ـ ١٨ الا مجرد علاقات ممكنة وتحكم الاحداث الفيزيائية والكيميائية التى تصاحب الاشعاع عملية الانفصام ولا يوجد دليل مقنع يشير الى أن للأحداث الأيضية مثل هذا التأثير وبالتأكيد ، تتغير حساسية الكروموسومات مع تغير مراحل الانقسام الخلوى ، مما يشير الى أنها تتصل بعمليات الأيض ولكن هذه الحساسية المتباينة قد ترجع الى حالة الكروموسوم وليس الى أى نظام أيضى خارج الكروموسومات يسهم بطريق مباشر أو غير مباشر فى عملية الانفصام غير أن الحقيقة فى أن الانفصام التلقائى يتباين من نوع الى آخر وغالبا بين أفراد النوع الواحد ، تشير الى أن تغير الظروف الفسيولوجية ، كالتى تحدثها حالات النقص الغذائى (استفنسن ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) ، قد تكون مسئولة عن ذلك • ومن ناحية أخرى ، فان النظام الأيضى يحكم اعادة الالتحام

ولكن حيث أن الأحداث الأيضية ما هي الا حلقة في سلسلة الأحداث ، فلابد وأن تؤثر الأحداث الفيزيائية والاشعاعية الكيميائية أيضا على اعادة الالتحام حتى ولو كان ذلك بطريق غير مباشر • ولم يمكن ، في حالة استخدام المطفرات الكيميائية ، فصل عمليتى الانفصام واعادة الالتحام ، ولهذا فقد اعتبر أن المطفرات الكيميائية تؤثر على الظاهرتين •

ويتضح مما بحثناه ، أن انتاج التغيرات ، سواء كان تكوينها تلقائيا أو كانت مستحدثة بعوامل فيزيائية أو كيميائية ، أمر سهل التحقيق ولكنه صعب في ادراك كنهه من جميع وجوهه • وتتطلب زيادة فهم الموضوع زيادة في التجارب التفصيلية ومعرفة أكبر عن الأيض في الخلية وعن التركيب الكيميائى للكروموسوم •

الباب الحادى عشر

كيمياء النويات والكروموسومات

يوفر الانتظام البديع الأخاذ الذى تعرضه الكروموسومات أثناء الانقسام الخلوى (الانقسام الميتوزى) تكوين خليتين شقيقتين متماثلتين وراثيا ٠ كما يوفر هذا الانتظام (الانقسام الميوزى) توزيع العوامل الوراثية على نسل المستقبل ، على نحــو يمكــن التنبؤ به ٠ ويأتى الجزء الأعظم من معلوماتنا السيتولوجية الحاضرة عن هاتين الظاهرتين من المواد المثبتة والمصبوغة ٠ كما أن المفهوم هو أن الاعتقاد باستدامة الكروموسومات مستمد من مثل هذه الدراسات ٠ ولكن مجهر تباين الطور الضوئى والصور المتحركه المأخوذة على فترات للخلايا الحية وبالأخص دراسات المواد المشعة التى تدخل فى تركيب الكروموسومات ، هذه جميعا قد غيرت ووسعت وجهة نظرنا حيث بينت أن الاستدامة تقتصر أساسا على السلوك الدورى للخلايا فى الانقسام أى ان نفس الكروموسوم يظهر فى مرحلة معينة ثابتة وبنفس التتابع الجينى ٠

ولابد لنا من أن نواجه الحقيقة فى أن الكروموسوم ، كالخلية أو الكائن الكامل ، هو كيان ديناميكى ٠ وعند هذا المستوى تختلط السيتولوجيا مع فسيولوجيا الخلية وكيمياء الخلايا فلا يمكن التمييز بينهما (دانيلى ١٩٥٣ ، مازيا ١٩٥٢ ، كاسبرسون ١٩٥٠ ، ميلورز ١٩٥٥) ٠

والمهمة التى تواجه باحث كيمياء الخلية فى محاولته وصف الكروموسوم كوحدة كيميائية ديناميكية لهى عمل عظيم ٠ فالنواة ، فى دورها المزدوج كحامل للمواد الوراثية وكمنظم وحاكم للنشاط الخلوى ، هى وأجزاؤها يجب أن تكون قادرة على « التكاثر الذاتى » أو « الازدواج » وعلى « الطفور » دون تعطيل للازدواج ودون تعويق للعمل بالمفهوم الوراثى ٠ والى جانب ذلك يجب أن نصل الى تعليل للتحركات الكروموسومية مثل التلاصق والعبور والحلزنة

وهذه الظواهر التى أمكن منذ وقت طويل ادراكها سيتولوجيا أو وراثيا ترجع نشاتها الى التركيب الكيميائى للكروموسوم ومن الواضح تماما أن تفهمها يقع خارج نطاق قوى اظهار المجهر الضوئى ٠

وفى سبيل تفهم هذه الموضوعات من وجهة النظر الخاصة بربط التركيب البنائى الكيميائى والنشـــاط مع الوظيفة والشـكل الوراثى والمورفولوجى . ويجد باحث كيمياء الخليــة تحت تصرفه أربع طـرق رئيســية للتحليل :

(١) التفاعلات الصبغية ذات الدرجات والنوعيــة المختلفـة ٠ (٢) الطـرق الفوتومترية لتحديد التركيب الكيميائى والتركيز النوعى والكمى ٠ (٣) الهضم الانزيمى ٠ (٤) التحليل الكيميائى المباشر عقب الفصل بالجملة للنويـات والكروموسومات فى حالة خالية من التلوث ٠ وقد بينت هذه الطرق على الرغم مما قد تكون عليه من عدم الكفاية فى الوقت الحاضر وعلى الرغم من خطورة الاعتماد على نتائجها اذا ما تناولتها أيد غير خبيرة ، أن الكروموسومات والنويات تتألف رئيسيا من الحامض النووى الديزوكسى ريبوزى DNA ، والحامض النووى الريبوزى أو الحماسى (PNA أو RNA) ، وبروتينات قاعدية من طرازى الهستون والبروتامين وبروتينات أشد تعقيدا أو لاهستونية ركازية تحوى كثيرا من الحامضين الأمينيين التربتوفان والتيروزين وذات خواص حامضية (جدول ١١ ـ ١) ٠ وجميعها فيما عدا الهستونات والبروتامينات هى مركبات بلمريه طويلة السلاسل عملاقية الحجم ذات بناء دعامى كالعمود الفقرى تتصل به سلاسل أو مجموعات جانبية ٠ ويعتبر شمول وجود هذه المركبات الذى يكاد يكون عاما فى جميع طرز النويات وجميع طرز الكائنات من الفيروسات الى النباتات والحيوانات الراقيه شاهدا على أهميتها الحيوية ٠ بينما يشير شكلها العام الى أن شكل الجزىء أساسى ومحدد لوظيفته ٠ غير أنـه لم يوجد DNA فى فيروس موزايك الدخان كما يغيب RNA أو تقريبا كذلك فى الفيروسات البكتيرية ٠

جدول ١١ – ١

تحليل كيميائى جزئى (نسب مئوية) للنويات والكروموسومات
(من مازيا ١٩٥٢ عن نتائج باحثين مختلفين)

المواد	DNA	RNA	بروتين قاعدى	ركازى	مركبات أخرى لبيدات وتراب معدنى
نويات كبد الفأر	٢٨	٦ر٣	٦٩	كلى	٥ر٣
نويات كبد الجرذ	٨٤ر١	٦٤ر٠	٢٠	كلى	——
نويات الغدة السعترية فى العجول	٣١		٣٥	١٤	٤٣ر١
كروموسومات الغدة السعترية فى العجول	٤٨	٢ر١	٤٠	٥ر٨	——
كروموسومات كبد العجول	٢٥	٤ر٢	٢٠	٥٠	——

وللآن ، لايمكن أن نقرر كيف تترتب هذه الجزيئات لتكون كروموسوما له القدرة على القيام بوظيفته الخلوية والوراثية • ولاتزال أيضا طبيعية الجين من الناحية الكيميائية مجهولة ، ولذلك لا يمكننا أن نقرر عن ثقة علاقته الوظيفية بالصفة التى يحددها •

الطرق والوسائل الفنية «التكنيك»

التفاعلات الصبغية

تتوقف فائدة الصبغة كوسيلة لتعريف مكونات الخلية وصفيا وكميا على نوعية الصبغة لمجموعات كيميائية معينة وعلى الدرجة التى يمكن بها للصبغة أن تتحد مع هذه المجموعة (نوفيكوف ١٩٥٥) (جدول ١١ – ٢) • وقد استعمل كلا النوعين من الصبغات ، الحامضية والقاعدية • وبالرغم من أن استعمال الصبغات كأدوات للبحث داخل الخلية قد هذبت كثيرا ، فانه يجب

اعطاء كثير من العناية فى تفسير البيانات ويرجع ذلك غالبا الى أن أية تغيرات طفيفة فى التكنيك تبعث على ادخال فروق ملحوظة (سويفت ١٩٥٣) ٠ ويظهر أن هذا ينطبق ، بصفة خاصة على تحديد مكان وجود المواد الكيميائية داخل الخلية كما ينطبق أيضا على التقديرات النوعية والكمية ٠

جدول ١١ ــ ٢

المقادير النسبية من الصبغة القاعدية التى تتحد مع النويات فى الفأر بالمقارنة مع تفاعل فولجن (عن سويفت ١٩٥٣)

الصبغة القاعدية والنسيج	المقادير النسبية لكل نـــواة	النسبة الى برانشيما الكبد
ميثيل جرين		
الكبد ــ برانشيما	١١ر٢	١ر٠
خلايا جنينية	١٦ر٧	١ر٥
الامعاء الدقيقة ــ الدور البينى	١٢ر٢	١ر١
الدور الاستوائى	٣٠ر٢	٢ر٧
آزور B (عقب الانزيم النـــووى الريبوزى)		
الكبد ــ برانشيما	١٣ر١	١ر٠
خلايا جنينية	٢٠ر٨	١ر٦
الحصية ــ النسيج المولد للخلايا الأمية الاسبرمية	٤٠ر٠	٣ر٠
الخلايا الامية الاسبرمية الاولية	٣٧ر٤	٢ر٨
الاسبرماتيدات	٨ر٦	٠ر٧
تفاعل فولجن		
الكبد ــ برانشيما	١٥ر٥	١ر٠
خلايا جنينية	١٦ر٦	١ر١
الأمعاء الدقيقة ــ الدور البينى	١٦ر١	١ر٠
الدور الاستوائى	٣١ر٥	٢ر٠
الحصية ــ النسيج المولد للخلايا الأمية الاسبرمية	٣٠ر٠	١ر٩
الخلايا الامية الاسبرمية الأولية	٣١ر٤	٢ر٠
الاسبرماتيدات	٨ر٤	٠ر٥

وقد برهن تفاعل فولجن على أنه ذو فائدة خاصة لما يتمتع به من نوعية للحامض DNA • والطريقة فى أساسها تتكون من تحلل مائى حامضى متبوع بمعاملة مع كاشف تشيف (فوكسين قاعدى مبيض بحامض الكبريتوز ليكون قاعدة عديمة اللون) • ويحرر التحلل المائى القواعد الالديهيدية فى بيورينات جزىء DNA (أدنيين وجوانين) ، ثم تتفاعل هذه مع الفوكسين عديم اللون لتكون مركبا قرمزى اللون • ولا يتفاعل RNA مع الفوكسين القاعدى• وفى حالة استخدام تفاعل فولجن لتقدير DNA كميا لابد من تفهم المتغيرات التى تؤثر على شدة الصبغة وأخذها فى الاعتبار (ميرسكى وريس ١٩٤٩ •كورنيك ١٩٥٥) وقد تطابقت جيدا تقديرات DNA التى أجريت بوساطة تفاعل فولجن وتحت ظروف مناسبة محكومة مع تقديرات طرق الاستخلاص الكيميائية الحيوية • وفى هذه الحالات تقدر كمية الفوكسين القاعدى المتحد بطرق فوتومترية حيث تكون ذروة الامتصاص للمركب الملون عند ٥٤٠ ملل ميكرون (دى استفانو ١٩٤٨) على أن سويفت أبلغ عن ذروتين ، عند ٥٧٠ و ٥٤٠ مللى ميكرون عقب التثبيت بالكحول الخلى وذروة واحدة فقط عند ٥٧٠ مللى ميكرون عقب التثبيت بحامض الكروميك •

وتظهر أيضا صبغة الميثيل جرين نوعية للحامض DNA (كورنيك ١٩٥٠ و ١٩٥٥) الا أن كمية الصبغة التى تتحد تتوقف على الطريقة التى تعامل بها الخلايا وكذلك على حالة البروتينات المصاحبة له (سويفت ١٩٥٣)• ويبدو أن هذه الصبغة تنفع فى التمييز بين DNA المتبلمر وغير المتبلمر (بوليستر ولختنبرجر ١٩٤٩) ، ولهذا فان قوة اتحادها تكون أكثر تباينا من اتحاد الفوكسين القاعدى أما فيما يتصل بالطرق الفوتومترية فقد عم استعمالها فى تقدير DNA كميا وامتصاص الميثيل جرين شديد عند المنطقة ٦٣٠ مللى ميكرون من الطيف المرئى وتشير بعض الأدلة الى أن اصطباغ خلايا الأطراف الجذرية فى البصل يزول اذا سبقه هضم بالأنزيم النووى الريبوزى وفى نفس الوقت لا يتأثر تفاعل فولجن (كاوفمان وماكدونالد وجاى ١٩٥١) مما يشير الى وجود طرازين مختلفين لربط الصبغة •

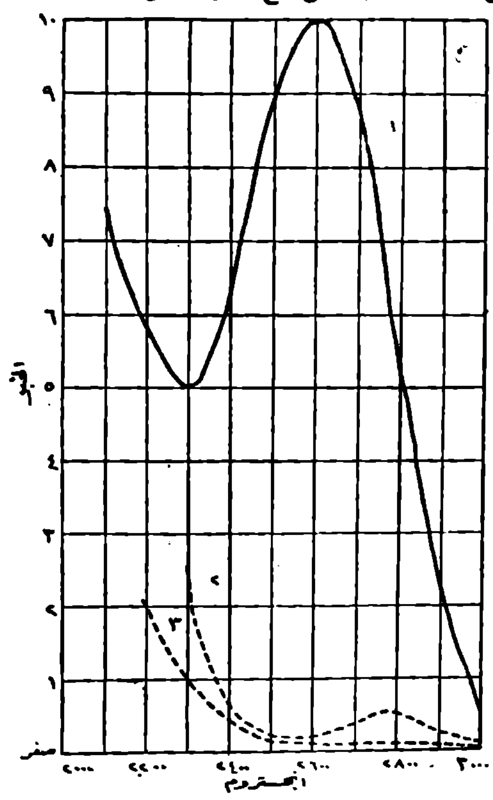
وقد درست البروتينات فى أنسجة مصبوغة بتفاعل ميللون الذى ينتج عنه تكوين مركب ملون عندما تتحد المجموعات الفينولية فى التيروزين والتربتوفان مع أيونات الزئبقيك والنتريت فى محلول حامضى ولمتراكبه

التيروزين الزئبقى ذروتان للامتصاص عند ٣٥٠ و ٥٠٠ مللى ميكرون فى حين أن متراكب التربتوفان الزئبقى يمتص عند ٤٠٠ مللى ميكرون • وهذا يجعل من الممكن التعرف على اثنين من الاحماض الامينية المكونة للبروتينات • والهستونات قابلة للذوبان فى حامض الكبريتيك ، مما يسمح بتحديد جملة البروتين اللاهستونى ، بينما يمكن الحصول على جملة المحتوى البروتينى باستعمال حامض الخليك ثلاثى الكلور فى استخلاص البروتين بدلا من حامض الكبريتيك • وعموما ، يفقد كثير من البروتين خلال تداول الانسجة قبيل عملية الصبغ ، ولهذا يصبح من الضرورى جدا بذل كل عناية والاتفاق على طرق قياسية للتكنيك • وقد استخدمت طرق أخرى لتكنيك الصبغ ولكن لم تتقن بعد وسائل جعلها قياسية (بوليستر وريس ١٩٤٧) •

الطرق الفوتومترية

للجزئيات العضوية مواقع امتصاص مميزة فى مناطق أشعة ما فوق البنفسجى أو الضوء المرئى وأشعة ما تحت الأحمر من الطيف • وهذه الحقيقة الى جانب المعلومات الاضافية بأن درجة الامتصاص تعتبر دالة طولية لتركيز المادة الممتصة ، قد سمحت بأن تجرى كلا نوعى الدراسات ، النوعية والكمية ، على الخلايا الكاملة (بوليستر واورنشتين ١٩٥٥) ، ويمكن بهذه الطريقة فحص أجزاء الخلية حتى الدقيقة منها التى يصل قطرها الى نصف ميكرون • وقد بلغت هذه الطريقة درجة عالية من الكمال بفضل المدرسة السويدية من باحثى كيمياء الخلية (كاسبرسون ١٩٥٠) ، حتى أنه أصبح من الممكن اجراء القياسات الكمية فى حدود من الدقة لا تتعدى أجزاء مئوية قليلة • غير أن الصعوبة تقبع فى التحديد الوافى للدرجة التى يؤثر بها تشتت الضوء (نتيجة لعدم التجانس داخل الخلية أو نتيجة لفروق فى توجيه الجزيئات) والضوء الشارد وتوزيع المواد الممتصة على عمليات القياس التى تجرى (كومونر ١٩٤٩ ، وكومونر وليبكين ١٩٤٩) • واذا أخذت جميع المتغيرات فى الاعتبار فان قيم القياسات الفوتومترية غالبا ما تختلف الى درجة كبيرة عن القيم المأخوذة من تفاعل الصبغ بفولجن • وتكون الثقة بالبيانات المتحصلة أعظم ما تكون عندما تستعمل مقرونة بطرق ووسائل الاختبار الاخرى •

وقد سبق أن أشرنا الى استخدام الضوء المرئى فى قياس مقدار الصبغة المتحدة • ومن ناحية أخرى فأن أشعة ما فوق البنفسجى تمتص فى كل من الأحماض النووية والبروتينات بطابع مميز • ويبين شكل ١١ – ١ منحنى الامتصاص للحامض DNA ويرجع الامتصاص الى وجود قواعد بيورينيـة وبيراميدينية ولهذا السبب يستحيل التمييز بين DNA و RNA بالرغم من امكان استبعاد هذا أو ذاك اختياريا من الخلية عن طريق فعل انزيم نوعى خاص بأى منهما • وهكذا فانه عند استخدام الطرق الفوتومترية مقرونة بتفاعل فولجن فان كلا منهما يكمل الآخر ، حيث ان RNA يمتص فى منطقة أشعة ما فوق البنفسجى ولكنه لا يتفاعل مع الفوكسين القاعدى •



شكل ١١ – ١ : طيوف امتصاص الحامض النووى وبروتينات نموذجية بتركيزات متماثلة وبنفس سمك الطبقة • المنحنى رقم (١) محلول ٥ر٪ من DNA الغدة السعترية ورقم (٢) محلول ٥ر٠٪ من زلال المصل • ورقم (٣) محلول ٥ر٠٪ من كبريتات البروتامين •

وتعطى جزيئات البروتين أقصى امتصاص لها عند ٢٨٠ ميللىميكرون

متفارقة مع الذروة ٢٦٠ ميللى ميكرون للأحماض النووية · وفى حالة وجود الطرازين من الجزيئات معا ، على شكل هستونات نووية مثلا ، فانه يكـون من المستحيل غالبا تمييز مكون امتصاص البروتين حيث ان الامتصاص الكلى الاكبر الخاص بالاحماض النووية يحجبه · وفى مثل هذه الحالة يجب الالتجاء الى طرق أخرى لزيادة التمييز ·

وتتألف الأجهزة الفوتومترية ، بصفة عامة ، من مصدر للضوء وموحد لونى أو مجموعة من مرشحات الضوء للحصول على مناطق أو شرائط معينة من الضوء الطبيعى ومجهر ووسيلة لقياس امتصاص الضوء (شكل ١ ــ ٥) · وفى حالة استعمال أشعة ما فوق البنفسجى فانه يلزم قوس زئبقى للحصول على شرائط الرنين الزئبقية الدقيقة التحـديد وموحـد لـونى للضـــوء كوارتزى بفتحة شقية ضيقة ومجهر بعدسة كوارتزية أو عاكسة ، حيث ان أشعة ما فوق البنفسجى القصيرة (بين ٢٠٠ ــ ٣٠٠ مللى ميكرون) لاتمر خلال العدسات الزجاجيه العادية · ويمكن اجراء القياس اما عن طريق ألواح فوتوغرافية تستخدم درجة السواد فيها لقياس النفوذ (والعكس للامتصاص) أو عن طريق خلية ضوئية كهربية (ضوكهربية) ·

وبينما يعتبر استخدام ضوء ما فوق البنفسجى مرضيا الى حد معقول للدراسة النوعية فى الخلايا فان له أوجها للقصور · فاستعمال اشعاع من هذا الطراز مع الخلايا الحية ضار تماما بها وقد يؤدى الى كثير من عدم الدقة · وفى نفس الوقت فان حركة المواد الحبيبية داخل الخلية تجعل من العسير الحصول على القياسات · غير أنه على الرغم من هذه الاعتراضات فان القياس الضوئى الخلوى للطيف قد أصبح أداة بالغة النفع وضرورية فى الوقت الذى تتقـدم فيـه السيتولوجى نحـو طور من أعظم أطوارها التحليلية المنتجـة الرائعة ·

الهضـــم الانزيمى

استخدمت مجموعتان من الأنزيمات ، بروتينية (بروتيازات) ونووية (نيوكليازات) بنجاح فى بيان وجود وتوزيع تراكيب بنائية جزيئية معينة فى الكروموسوم وفى النواة ، وللتأكد من مدى اهمية هذه الجزيئات فى حفظ

التكامل التركيبي لبناء الكروموسوم • وتنقية الانزيمات خطوة أولى فى استخدامها فى الهضم النوعي للكروماتين • فاى تلوث ، مهما كان ضئيلا ، يمكن أن يؤدى الى استخلاصات خاطئة • وكما يشير كاوفمان (كاوفمان ١٩٥٠ ، كاوفمان وماكدونالد وجاى ١٩٥١) يجب ألا يؤخذ تبلور الانزيم فى حد ذاته ، كضمان كاف لنقاوته • ويجب أيضا أن تؤخذ فى الاعتبار جميع المتغيرات الأخرى التى تحدد نشاط الانزيم • وللآن لاتزال الأنسجة المثبتة هى أصلح المواد للعمل بها •

ومن بين الانزيمات البروتينية استعمل كل من التربسين والببسين والأول لا يؤدى الى تفكك الكروموسوم ولكنه ، فى وجود المواد القابلة للتحلل الكهربى ، يتحول الى جسم شبه هلامى له القدرة على الانتفاخ أو الانكماش مع دخول أو خروج الماء من النواة (كاوفمان ١٩٥٢ ، ١٩٥٣ وكاوفمان وبنويار و روان ١٩٥٣) • والمفروض أن هذا يرجع الى التحلل المائى للبروتينات النووية بوصفها نوعاً كاملا من التراكيب الجزيئية ، حيث أن استبعاد الاحماض النووية منها يمنع الانتفاخ • فالتربسين يهاجم الراوبط الببتيدية ويؤدى الى درجة من التدهور ، ولكن وجود روابط أخرى تميل الى المحافظة على الكروموسوم تمنع انحلاله التام على الرغم من انطلاق الأحماض النووية أثناء العملية • أما الببسين فيحدث انكماشا واضحا فى الكروموسوم ، وربما عن طريق استبعاد بروتينات معينة ذات خواص حمضية (مازيا وهاياشي ويودوويتش ١٩٤٧) • ولكن يمكن احداث انتفاخ بالغسيل بالماء •

أما الانزيمان النوويان ، الخاص بالحامض DNA والخاص بالحامض RNA ، فكلاهما يعمل على استبعاد الحامض الخاص به من الكروموسوم والنواة والخلية (على اعتبار أن RNA موجود فى السيتوبلازم كما هو موجود فى النواة) • ويمكن بعد ذلك صبغ البروتينات الباقية بالصبغات المناسبة • ويجعل انزيم ـ RNA الكروموسوم سالب التفاعل لفولجن • وبالرغم من أن RNA لا يصطبغ بالفوكسين القاعدى ، فان انزيم ـ RNA يخفف اصطباغ الكروموسومات والسيتوبلازم والنويات ببعض الصبغات مثل البيرونين وأزرق التوليودين • وهكذا برهنت طرق التحليل الانزيمية على أنها ذات فائدة عظمى اذا ما اقترنت مع طرق الصبغ الحساسة •

التحليل الكيميائي المباشر

يتوقف تحليل النويات والكروموسومات جملة على فصلها فى حالة نقية نسبيا وفى كميات كافية لتناولها بسهولة • وفى أول الامر كانت تستعمل اسبرمات السمك والخلايا القيحية • ولكن الطرق المستحدثة لتجزئة وفصل الخلايا بالطرد المركزى التفاضلى قد خففت من صعوبات مشاكل عمليات الفصل (كلود ١٩٤٦) ، حيث يمكن تكسير الخلايا بطرق ميكانيكيـــة وترسيب المكونات التركيبية فى طبقات بآلة الطرد المركزى • ويمكن بهذه الطريقة الحصول على نويات كاملة عن طريق غسل الخلايا المفككة فى حمض الليمونيك الذى يخلصها من السيتوبلازم • وقيل انه يمكن الحصـول عـلى كروموسومات مفصولة بطريقة تشبه الى حد كبير هذه الطريقة (الخلايا اللوكيمية ، كلود و بوتار ١٩٤٣ ؛ خلايا الدم ، ميرسكي وريس ١٩٤٧) • غير أن لامب (١٩٥٠) قد شكك فى الطبيعة الكروموسومية للخيوط التى فصلت. وحيث ان هذه الخيوط قد فصلت من خلايا فى دور الراحة فانه لا يمكن رؤيتها فى النويات قبل الفصل ، كما لا تعرف وسائل حاسمة معقولة لتعريف مثل هذه الاجسام • على أن ميرسكى وريس (١٩٥١) قد وصف خيوطا متميزة مورفولوجيا تبدو مماثلة لكروموسومات الدور الاستوائى وممتطة نوعا ما • وحيث انه قد أمكن لهذين الباحثين أن يبينا عمليا أنه يمكن تحوير كروموسوم الدور البينى الى مظهر شبيه بكروموسوم الدور الاستوائى عن طريق تغيير درجة التميؤ ، فان ما يزعمانه يبدو صحيحا الى حد كاف • وعلى الأقل ، يمكن الفرض فى أمان بأن المادة من الكروماتين وان التحليلات التى أجريت من هذه المواد يمكن تطبيقها مباشرة على كروموسوم الدور البينى•

المكونات الكيميائية للكروموسومات

المكونات الكيميائية الرئيسية للكروموسومات هى DNA و RNA والهستونات والبروتينـات غـير الهسـتونية ، وبالاضافة الى ذلك هنـاك كالسيوم يبدو أنه متحد مع DNA (بارتون ١٩٥١ ، مازيا ١٩٥٤ أ) • ولكن كيف تتآلف هذه المكونات معا لتكون نسيج الكروموسوم فهو من الموضوعات

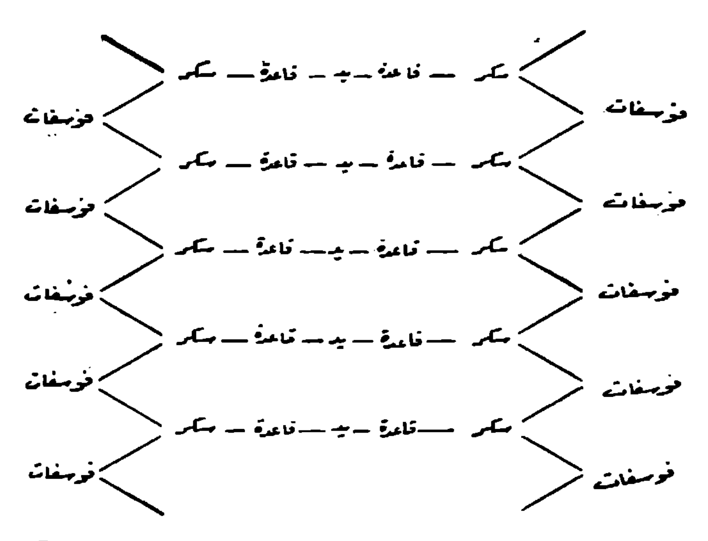
قيد البحث . وقد بين مازيا أن الفرسين ، وهو من العوامل القناصة يتحدمع الكالسيوم ويسبب انفصام الكروموسومات الى قطع صغيرة الحجم مما يشير الى أن للكالسيوم أهمية فى ربط أجزاء الكروموسومات معا • ويدعم هذا دراسات استفنسن (١٩٥٥) الذى بين أن معدل الانفصام التلقائى يرتفع الى درجة كبيرة عندما تكون ظروف التغذية فقيرة فىالكالسيوم •

ومعرفتنا لاتحاد الأحماض النووية والبروتينات فى متراكب من البروتين النووى مستمدة غالبا من طرق الاستخلاص • ولكن معرفة المدى الذىيصل اليه تناظر هذه المتراكبات مع حالاتها الطبيعية فى الخلية الكاملة لاتزال من الاسئلة المحيرة • ومن الواضح أنه لا يمكن اعتبار واحد من هذه المكونات أكثر أهمية من أى مكون آخر • حيث ان الصورة التركيبية للكروموسوم التى أخذت فى الظهور تبدو صورة لنسيج تتخذ فيه كل من الأحماض النووية والبروتينات المتعددة مركزا حيويا وبالتالى فرضا وظيفة حيوية معادلة •

الحامض النووى الديزوكسى ريبوزى

DNA مركب بلمرى على بعض من التعقيد والتباين • وفى وقت ما ، كان المفروض أنه مكون من وحدات تتكرر بانتظام وذات تركيب غير متغير • ولكن هذا الرأى بدأ يتوارى أمام وجهة نظر تعتبر أن للحامض DNA قدرة على التغيرات الداخلية لا تقل عما توجد فى البروتينات •

ومن حيث التركيب ، تتكون وحدة DNA الاساسية من سكر هو د ـ ٢ ـ ديزوكسى بنتوز تتصل به قواعد نيتروجينية من الطرازين البيورينى والبيراميدينى ومن أكثرها حدوثا من البيوريدات الأدنين والجوانين ومن البيراميدينات السيتوزين والثيمين • وقد وجد بيراميدين اضافى فى DNA النباتات والحيوانات الراقية ولكنه لا يوجد فى DNA البكتريا والفيروسات• هو ، ٥ ـ ميثيل السيتوزين (تسامنهوف ١٩٥٢) • وترتبط متراكبات السكر ـ القاعدة الواحدة منها بالأخرى بوساطة أحماض الفسفوريك ويمكن عرفا تصوير الصيغة البنائية للحامض DNA كما فى الشكل ١١ ـ ٢ • ويبدو أن المقادير النسبية للقواعد ثابته فى DNA المأخوذ من نوع معين بغض النظر عن العضو الذى استخلص منه ولكن تختلف النسب بين الأنواع



شكل ١١ ـ ٢ : تخطيط لنظام ترتيب الفوسفات والسكر والقواعد في DNA مبينا اتصال الجزءين اليمينى واليسارى للجزىء بروابط الأيدروجين وليس من المؤكد ما اذا كان التركيب البنائي المزدوج الذى يكون فى حالة DNA حلزونا مزدوجا هو ايضا من خصائص RNA ويشير الدليل الحالى المبنى على نسب القواعد الى انه ليس كذلك ٠

المختلفة ويتبين من استخلاصات DNA من مصادر واسعة التنوع ، أن النسبة (أدنين : ثيمين) والنسبة (جوانين : سيتوزين) تقرب جدا من واحد ٠ ولكن النسب المتعاكسة أى أدنين الى جوانين وثيمين الى سيتوزين فتتباين الى درجة كبيرة (جدول ١١ ـ ٣) ٠ وتدل التباينات على أن DNA الذى كان يظن فى وقت ما أنه ذو بناء عظيم التجانس والانتظام يحتمل أن يكون شديد التعقيد وذلك بكل بساطة عن طريق تباين فى نسب القواعد الموجودة وفى العلاقات التركيبية لكل واحدة منها مع الأخرى ٠

وهذا التعقيد فى التركيب ، والذى تشير أيضا اليه حقيقة أن أحماض DNA من الأنواع المختلفة تتباين فى معدلات تفكك بلمرتها بوساطة الأحماض وكذلك فى سهوله الاستخلاص ، توفر للحامض DNA التنوع الذى رؤى أنه ضرورى له اذا كان هو حقا ، كما اجتمع الرأى على ذلك ، أســاس الفــروق الوراثية ٠ فمن خلية الى أخرى فى نفس النسيج ومن نسيج الى آخر فى نفس النوع ، نجد أن مقدار DNA فى النواة الواحدة واضح الثبات (جدول ١١ـ٤) ، وهذا هو ما كان يعتقده المرء ، على أساس المعرفة السابقة ، بأن تكون عليه

جدول ١١ ـ ٣

تركيب محضرات DNA من مصادر مختلفة (عن تسامنهوف ١٩٥٢)

المصدر	أدنين / ثيمين	جوانين / سيتوزين	أدنين / جوانين	ثيمين / سيتوزين
الانسان (الاسبرم)	٠ر٩٢	٠ر٩٧	١ر٦	١ر٧
(الغدة السعترية)	١ر٠٠	١ر١٩	١ر٤٧	١ر٧٥
الثور (الاسبرم)	١ر٠٥	١ر٠١	١ر٢٩	١ر٣١
(الغدة السعترية)	١ر٠٤	١ر٠٠	١ر٢٩	١ر٤٣
السلحفاة (كرات الدم الحمراء) ٠	١ر٠٣	١ر٠٣	١ر٣١	١ر٣١
اشيريشيا كولاى	١ر٠٦	٠ر٩٧	١ر٠٤	٠ر٩٥
فيروس فراشة الجبسى	١ر٠٦	١ر٠٧	٠ر٧٢	٠ر٧٢
القمح (الجنين)	١ر٠٠	٠ر٩٧	١ر٢٢	١ر٦٢

المواد الوراثية فى الخلية ٠ وبالطبع ، يحتوى الاسبرم تقريبا على نصف محتوى الخلية الثنائيه المجموعة من DNA ٠

وقد وجدت فروق فى كميات DNA للنواة الواحدة عندما أجريت مقارنات بين الأنواع (جدول ١١ ـ ٥) ٠ وكما أشار ميرسكى وريس (١٩٥١) فان هناك ما يوحى بشدة بوجود اتجاه تطورى بحيث تنقص كمية DNA للخلية الواحدة فى صور الحيوانات ذات النشأة التطورية الحديثة ٠ وفى الحالات التى لوحظت بها فروق داخل النوع الواحد ، أمكن بيان أن الفروق فيما بينها تقع فى نسبة معينة وتتبع العلاقة ١ : ٢ : ٤ ٠ وحيث انه من المعروف أن للأنسجة درجات متباينة من التعدد المجموعى ، وعلى الأخص اذا لم تكن فى حالة نشيطة من الأنقسام ، كما وجد لابد وأن تنعكس الزيادة فى العدد الكروموسومى مع الزيادة فى محتوى DNA ٠ ويتبين هذا الشكل واضح عند مقارنة الأنسجة الثنائية المجموعة (القصعة) مع الثلاثية المجموعة (الاندوسبرم) فى الذرة ، فتتبع الكميات النسبية للخلية فى القصعة السلسلة

جــدول ١١ ــ ٤

محتوى DNA ، بالميكروجرام × ١٠ ـ ٦ للنواة الواحدة في مختلف انسجة اللحم [من مازيا (١٩٥٢) عن فاندرلى وفاندرلى (١٩٤٨) وميرسكى وريس (١٩٤٧)]

النسيج		فاندرلى وفاندرلى	ميرسكى وريس
الاسبرم		٣ر٣	٨٢ر٢
الغدة السعترية		٤ر٦	١٥ر٧
الكبد	(عجل)	٤ر٦	٢٢ر٦
	(بالغ)	ــــ	٤ر٨
الكلية	(بالغ)	٩ر٥	٢٥ر٦
	(عجل)	ــــ	٨١ر٦
البنكرياس		٩ر٦	ــــ

٢ : ٤ : ٨ : ١٦ بينما تتبع فى الاندوسبرم السلسلة ٣ : ٦ : ١٢ : ٢٤ (سويفت ١٩٥٣) ، وفى الحالات التى وجد بها مدى واسع للتغيرات فى كميات DNA للنواة الواحدة فى نفس النسيج ، كماهى الحال فى بضعة أنواع من أورام الفأر ، فانه يمكن أن يعزى ذلك الى عدم الاكتمال المجموعى أو الانقسام الخاطىء للمواد النووية (كلاين ١٩٥١ ، هاوشكا وليفان ١٩٥٣) .

ويجد ثبات مقدار DNA للنواة الواحدة انعكاساً آخر فى الثبات الكيميائى للجزىء ، كما أن دورة استنفاد الفوسفور والنيتروجين منخفضة جدا ومن الممكن أن يقتصر حدوث ذلك فقط أثناء عملية تخليق الكروماتين وذلك استنادا الى استخدام أدنين موسوم بالفوسفور ٣٢ وبالنيتروجين ١٥ المشعين . هذا مع أن الجليسين الموسوم بالنيتروجين ١٥ والفورمات وثانى أكسيد الكربون الموسومين بالكربون ١٤ أظهرت معدلات عالية للاستنفاد فى الدورة . وقد يكون الامر كما اقترح سويفت (١٩٥٣) بأن بعض أجزاء الجزىء ذات معدلات استنفاد عالية فى حين أن أجزاء أخرى ذات معدلات منخفضة نسبيا .

جدول ١١ ـ ٥

محتوى DNA ، بالميكروجرام × ١٠^-٦ للنواة الواحدة في مختلف الأنواع « عن مازيا (١٩٥٢) من ميرسكي وريس (١٩٤٩) » .

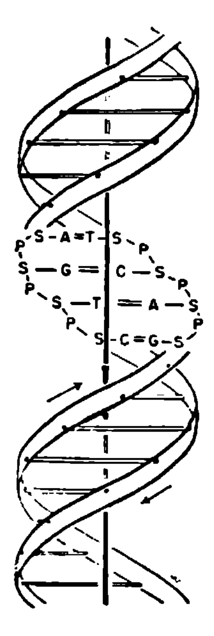
المصدر	النسيج		
	خلايا الدم الحمراء	خلايا الكبد	الاسبرم
الدجاج المنزلي	٢ر٣٤	٢ر٣٠	١ر٢٦
سمك الشاد	١ر٩٧	٢ر٠١	٠ر٩١
سمك الكارب	٣ر٤٩	٣ر٣٣	١ر٦٤
سمك التراوث	٥ر٧٩	——	٢ر٦٧
الضفدعة	١٥ر٠٠	١٥ر٧	——
التود	٧ر٣٣	——	٣ر٧٠
السلحفاة	٥ر٢٧	٥ر١٢	——

ولا تعرف الحال التي يكون عليها DNA في الخلية ، وتنبىء الاوزان الجزيئية المختلفة التي قد بلغت الى ١٠^٧ عن جزىء طويل رفيع حوالى ٢٠ أنجستروما في الاتساع وربما ١٠٠٠ مرة أطول من سمكه . ويختلف الوزن الجزيئي تبعا لطريقة الاستخلاص . ويتحد DNA مع الهستون بكل سهولة بمجرد اضافتهما منفصلين في محلول مائي ويكونان متراكبا لزجا ولكن لا يوفر هذا الا اقتراحا لتفسير الكيفية التي يتحدان بها في الخلية .

وعلى أساس ثبات مقدار DNA للنواة الواحدة ، ونقاوة العنصر المحول DNA الذي يمكن انتقاله من خلية بكتيرية الى أخرى كمعلومات وراثية يمكن توريثها . وايلاج DNA فيروسي نقي تقريباً من فاجة الى بكتيرة حتى تتكاثر داخلها عند تكوين نسل جديد للفيروس ، فلدينا أسباب معقولة لأن نفرض أن الجزء الوراثي الحاسم من النواة لابد وأن نجده في جزىء DNA . ولهذا فان التركيب البنائي لهذا الجزىء يصبح ذا أهمية فائقة اذا أردنا أن نفهم

الاساس الفيزيائي والكيميائي للوراثة (واطسون وكريك ١٩٥٣ أ ، ب ، كريك ١٩٥٤) ٠

ولا يوجد جزىء DNA الا فى صورة تشابهية واحدة ، ونتيجة لذلك فان شكل الجزىء له أهمية ، وذلك الى جانب عامل ثان هو النسبة ١ : ١ لكل من أزواج القواعد (الادنين ـ ثيمين) و (جوانين ـ سيتوزين) كما هو مبين بجدول ١١ ـ ٣ ، بينما يوجد عامل ثالث هو طوابع الحيود لأشعة X لجزىء DNA الليفى مما يدل على أن الجزىء على هيئة لولب مزدوج ٠ وقد استخدم واطسون وكريك هذه الأجزاء الثلاثة من المعلومات واقترحا نموذجا يصور جزىء DNA على أنه يتركب من لولبين متكاملين يلفان حول محور مركزى (شكل ١١ ـ ٣) ٠ وتوجد مجموعات الفوسفات والسكر فى خارج اللولب



شكل ١١ ـ ٣ : تمثيل تخطيطى لنموذج واطسون وكريك لجزىء DNA
فوسفات P ، سكر S ، ادنين A ، ثيامين T ، جوانين G ، سيتوزين C ٠
ويمثل الخطان المتوازيان روابط الأيدروجين التى تصل القواعد المتلازمة G-C,A-T

والقواعد فى الداخل وتتصل القواعد الواحدة بالأخرى عن طريق روابط هيدروجينية بحيث يرتبط اللولبان فى بناء واحد مركب ٠ ولهذا فان القواعد تكون فى أزواج ولكى تفسر النسب المبينة فى جدول ١١ ـ ٣ ، اقترح أن كل

زوج يتكون من اجتماع بيورين مع براميدين ، وفوق ذلك فان الازواج الممكنة كيميائيا هى الأدنين مع الثيمين والجوانين مع السيتوزين . وأي زوج معين يمكن أن يتبعه أى زوج آخر ليوفر للجزىء تباينا فى صوره الكاملة .

أما من ناحية العلاقات المكانية فان سلاسل الفوسفات ـ السكر « هى التى تهيىء للترتيب اللولبى فتقع القواعد على المستويات المسطحة بين الشريطين المتكاملين ليربطهما فى صبغة طويلة ولكنها قوية ومتماسكة . وتوجد قاعدة عند كل ٣ر٤ أنجستروم على مدى طول اللولب والدورة الكاملة من اللولب تشتمل على عشرة أزواج من القواعد أو مسافة ٣٤ أنجستروما . ويجب تأكيد أن هذا التركيب البنائى المقترح لا يعدو أن يكون مجرد نموذج تفسيرى لم يمكن للآن اثباته دون غموض (انظر أيضا دكر وشاكمان ١٩٥٤) . وعلى أية حال فان نموذج واطسون ـ كريك يفسر كثيرا من الحقائق التجريبية المعروفة عن DNA . فهو يهيىء للتباين التركيبى الواضح أنهضرورى لتنوع وظائفه الوراثية . وهو نموذج يمكن تحقيقه من حيث ترتيب الذرات فى الجزىء . كما أنه يوفر طريقا سهلا لتكاثر DNA الامر الذى كان قبل ذلك مشكلة لا تستجيب لحل . فاذا فرضنا ، كما هو موجود بالاقتراح ، أنه من الممكن أن ينشطر اللولب طوليا وتفك لولبته فعندئذ يمكن لكل من نصفيه أن يكون بناء جديدا مكملا لذاته ليعطى لولبين مزدوجين كاملين . وهذا يتيسر تحقيقه عن طريق سحب هذه الكسرات الجزيئية الضرورية لاستكمال هذا البناء المكمل ، من مستودع المواد الخلوية . وسيكون من الضرورى اجراء تجارب محكمة لا تقبل الشك ، ربما عن طريق وسم الكروموسومات عند الانقسام بمواد مشعة واستخدام وسيلة التصوير الذاتى الاشعاعى ، قبل امكان تقرير أن طريقة التكاثر هى كما اقترحها واطسون وكريك أو أن جزىء DNA يبقى سليما ليخدم كقالب يتكون وفقه الجزىء الجديد .

ورغم ما يبدو من اغراء لقبول نموذج واطسون ـ كريك فانه لا يوفر أية معلومات فيما يتعلق بالنشاط الوراثى لجزىء DNA فيما عدا كون النموذج يوفر التنوع الكيميائى . وصحيح أن الترتيبات الممكنة للنويتيدات الاربعة تهيىء أحرفا هجائية بيولوجية يمكن أن تنقل عددا كبيرا من جمل المعلومات الشفرية بما يماثل ترتيبات الأحماض الأمينية فى البروتينات وتفسيرها

لنوعيتها فى العمل • على أن هذا سيبقى ضمن مشكلات المستقبل بالرغم من أن شوارتز (١٩٥٥) وجامو (١٩٥٤ ، ١٩٥٥) وجامو-ويكاس (١٩٥٥) ولوكنجن ودى بوسك (١٩٥٥) يقترحون أنظمة أخرى ممكنة يتيسر لها نقل المعلومات الشفرية المسجلة فى جزىء الحامض النووى الى البروتينات مع الاحتفاظ بنوعيتها •

الحامض النـووى الريبـوزى

يختلف RNA عن DNA من حيث التركيب البنائى فى أن السكر الموجود به هو سكر الريبوز وأن اليوراسيل يحل محل بيراميدين الثيمين • ولا ندرى ما اذا كان التنوع المفروض وجوده فى DNA له تنوع نظير فى RNA ، وهذا أمر مازلنا ننتظر تقريره . على أن النتائج التى استخلصت من بيض قنفذ البحر بأن RNA النواة ليس نفس RNA السيتوبلازم (السون وتشارجاف ١٩٥٢) •

وبخلاف DNA ، يوجد RNA بوفرة نسبية فى الاجزاء الحبيبية من السيتوبلازم • أما فى النواة فيبدو أنه يكون جزءا من نسيج الكروموسوم حيث يوجد أساسا متحدا من بروتينات شبيهة بالهستون • الى جانب وجوده فى النوية حيث يكون متحدا ببروتينات تحوى التربتوفان (كاوفمان وجاى وماكدونالد ١٩٥١) • وتختلف نسب DNA الى RNA فى النواة اختلافا كبيرا الى حد ما ، فقد حصل ميرسكى (١٩٤٧) على النسبة ٤٠ : ١ من كروموسومات الغدة السعترية والنسبة ١٠ : ١ من كروموسومات الكبد (جدول ١١ ــ ١) وفى الكلية كانت نسبة DNA الى RNA فى النواة حوالى ١٠ : ١ ، بينما كان حوالى ١١٪ من جملة RNA الخلية موجودا فى النواة والباقى فى السيتوبلازم وقد وجدت نسب تتراوح من ٦ر٠ : ١ الى ٣ : ١ فى نويات البرامسيوم وبنكرياس الفأر وخلايا البشرة فى البصل • كما وجدت نسب أخرى ، مما يشير اما الى وجود تباين واضح فى الأنسجة المختلفة واما الى فروق ملحوظة ترجع الى اختلاف طرق الاستخلاص • وتبلغ كمية DNA فى الكروموسومات عادة حدا كبيرا لدرجة لا يمكن معها صبغ أو تمييز RNA الا بصعوبة • ولكن بعد الازالة الانزيمية للحامض DNA بأنزيمه الخاص ، ديزوكسى ريبونيو كلييز يصطبغ RNA جيدا بالصبغة أزور B • ولا يعرف الى أى حد ترتبط كمية

RNA في النواة بمراحل الانقسام الخلوى الا أن المعدل العالى لاستفاد الفوسفور ٣٢ المشع يشير الى أن التغير الكيميائى فى RNA أكثر مما يوجدفى DNA وفوق ذلك يدل التباين فى كمية RNA أنه لا يتمتع بالثبات اللازم لمادة لها خواص جينية • ولكن هذا الافتراض قد يكون خداعا أكثر منه حقيقة •

وهناك اكتشاف قد يبدو هاما وهو أن محتوى RNA فى نويات خلايا الأورام أكثر بكثير منه فى الأنسجة الطبيعية •فتحتوى خلايا الورم الاستسقائى من RNA على خمسة أضعاف ما تحتويه الخلايا الطبيعية وتظهر خلايا اللوكيميا نفس الاتجاه مما يشير باقتراح وجود فرق أصيل بين الأنسجة الطبيعية والأنسجة الخبيثة • ومن ناحية أخرى ، فان RNA يكون أكثر انتشارا فى الخلايا النشيطة عنه فى الخلايا الساكنة التى فى دور الراحة • ولكن ربما كانت الكمية انعكاسا للنشاط الأيضى وليست خاصية تميز الخلايا الطبيعية والخلايا الخبيثة •

والظاهر أن RNA ضرورى لعملية تخليق البروتين فنجده حيثماتتكون هذه الجزيئات داخل الخلية (سويفت ١٩٥٣) • وفى الكروموسوم ليس من المؤكد أن RNA الموجود به يكون جزءا متكاملا من المركب الكروموسومى ولكن الكثيرين قد عبروا عن الاعتقاد بأن RNA مشتق من أو مصنوع بوساطة DNA لينتقل الى السيتوبلازم حيث يعمل فى تخليق البروتين . ويعتقد هامرلنج (١٩٥٣) أن RNA النوية يخلق فى النوية نفسها • وفى حالة تجريد خلايا الأميبا الحية من RNA عن طريق استعمال انزيم الريبونيوكلييز ، يعود RNA الى الظهور ثانيا فى النواة أولا • ومن المحتمل أيضا أن RNA يلقى به من النواة الى السيتوبلازم عند انحلال الغشاء النووى • ولكن الموقف جميعه فى RNA من حيث التكوين والتركيب البنائى والوظيفة أقل كثيرا فى الوضوح والتأكد عنه فى DNA •

البروتينات

نوعا البروتين الأساسيان ، الهستون والبروتامين ، لهما وزن جزيئى حوالى ٢٠٠٠ ، والبروتامين هو أقل الاثنين تعقيدا • ولا يوجد البروتامين الا فى الحيوانات المنوية لبعض الأسماك حيث يبدو أنه قد حل محل الهستون . أما الهستون ، من الناحية الأخرى ، فيوجد تقريبا فى جميع طرز النويات

التى درست • ويستدل على وجود أكثر من طراز واحد من الهستون من تحليل الحمل الكهربائى ومن الحقيقة بأنه لا يمكن استخلاص الهستونات بالمحاليل الملحية بسهولة من اسبرمات الثدييات • وتبين تقديرات النتروجين أن الأرجينين والليسين هما أحماض أمينية واضح دخولها فى تركيب الهستون مع قليل من التربتوفان أو التيروسين • ويحتوى البروتامين على ٩٠٪ من الأرجينين ولا يحوى شيئا من التربتوفان أو التيروسين • ولهذا فإن الصفات الأساسية للهستونات والبروتامينات مستمدة من الأحماض ثنائية الامين التى يغلب وجودها فيها •

وتستخلص الهستونات بسهولة من الكروموسوم • فباستعمال كلورور الصوديوم (تركيز وزن جزيئى واحد/لتر) يمكن ازالة متراكب لزج مكون من DNA وهستون من الكروموسوم • وتتراوح نسبة DNA الى الهستون فى المتراكب المزال من ٢ر١ : ١ الى ٦ر١ : ١ • ويمكن أيضا باستعمال الأحماض المخففة فصل متراكب DNA ــ هستون ولكن الفصل لا يكون كاملا كما فى حالة طريقة الملح • وفى هذه المتراكبات المفصولة تصل رابطة الملح بين جزيئى DNA والهستون • ولكن ليس هناك الى الآن ما يؤكد أن هذه الرابطة رابطة طبيعية موجودة فى الخلية غير المعاملة •

ويتبقى فى الكروموسوم ، بعد ازالة DNA والهستون ، البروتين اللاهستونى أو الركازى • وهو غير قابل للذوبان فى المحلولات الملحية المركزة وفى محلول حامض الكبريتيك ــ كبريتات الزئبقيك • وكلاهما يزيل الهستون بسهولة • حامض الأرجينين الحامضى ثنائى الأمين فقط فى تركيزات منخفضة (حوالى ٩٪ فى اسبرمات الحوت) ، بينما يوجد التربتوفان بكميات أكبر جدا مما يوجد فى الهستونات • وربما يمكن معادلة البروتين الركازى (« كروموسومين » ميرسكى وبوليستر ١٩٤٦) مع « كروموسومين » استدمان واستدمان (١٩٤٧) وقد اعتبر كل من مجموعتى البحاث أن هذا الجزء هو البناء الأساسى للكروموسوم الذى يتبقى بعد ازالة DNA والهستون على أن هذه النظرية الفرضية قد قدمت قبل دراسات واطسون وكريك ولم تعد تبدو صالحة للتطبيق ويبدو أن كلا من DNA و RNA مرتبط بالبروتين الركازى حيث ان تجريد الكروموسومات الركازية بوساطة الانزيمات النووية يؤدى الى انحلالها الكامل •

وقد أمكن فصل أجزاء بروتينية أخرى من النويات · وليس من الخطأ في شيء أن نصرح بأن معلوماتنا عن التركيب البنائى لبروتين النواة لاتزال بعيدة عن أن تكون كاملة · وبالتأكيد يظهر أنه بينما نجد أن كمية DNA ثابتة من خلية الى أخرى فان كمية البروتين يمكن أن تتباين تباينا واسعا · ويتبين هذا بوضوح من بيانات شريدر ولوختنبرجر (١٩٥٠) على الخلايا الأمية الاسبرمية واسبرماتيدات الحشرة أرفليوس · فعلى الرغم من أن النسبة بين نويات الخلايا الأمية الاسبرمية ، الصغيرة والمتوسطة والكبيرة هى ١ : ٢ : ٨ فانها جميعا تعطى اسبرمات بأحجام متماثلة ، ونجد أن كميات DNA واحدة فى جميع الخلايا بغض النظر عن الحجم ولكن المحتوى الكلى للبروتين يتناسب مباشرة مع الحجم الخلوى ·

وتدل دراسات النظائر المشعة باستعمال ز ـ جليسين ـ ن١٥ على أن دورة الهستون بطيئة كما هى الحال مع DNA · ولكن دورة البروتين الركازى فى الخلية سريعة مما يدل على أن جزء البروتين الركازى من النواة وكذلك RNA كلاهما مشترك بنشاط فى عمليات الايض المباشر فى الخلية · وتتباين أيضا كميات البروتين الركازى الى درجة كبيرة فى الانسجة المختلفة (ميرسكى وريس ١٩٤٩ ، ١٩٥١) ، ولكننا لسنا على ثقة بما اذا كان التباين الكمى مرتبطا بالنشاط الفسيولوجى (سويفت ١٩٥٣) · ويقترح هامر لنج ١٩٥٣ على أساس دراسات النظائر أن النوية ، وهى غنية فى RNA ، وهى أيضا مركز لتخليق بروتينات النواة ، ولسنا متأكدين أن كان هذا يشمل الطرازين الهستونى واللاهستونى ·

الكروموسوم فى انقسام الخلية

من الأمور المسلم بها أن معلوماتنا عن كيمياء الكروموسوم والنواة متناثرة وغير متصلة · ولكن دراسات العقد الماضى من السنين قد ارتقت بالبروتينات النووية من مكان كان يحوطها فيه الغموض النسبى الى مركز عظيم الأهمية للنشاط الخلوى على المدى القصير وعلى المدى البعيد · فقد درست جيدا خصائص الأجزاء DNA و RNA فى النواة وفى الخلية ، أما أجزاء البروتين فدراساتها ليست مرضية تماما · ولكن لا تزال المشكلة الخاصة بالكيفية التى تتسق بها هذه المكونات داخل النواة تشترك معا لتكون النسيج الكروموسومى

قائمة . وهو الذى يمكنه فى نفس الوقت قيادة النشاط المباشر فى الخلية ويحكم عملية انتقال الوراثة ويكاثر نفسه مرة كل جيل خلوى مع حدود ضيقة جدا للخطأ • وتكمن فى موضع ما فى هذا النسيج ـ فى تركيبه البنائى ووظيفته ـ الاجابات التى تعتبر أساساً لتفهمنا للخلية •

فى الدور البينى

اعتبرت متراكبات مختلفة أو تحت متراكبات من الحامض النووى والبروتين أنها العنصر الكلى الأهمية للاحتفاظ بالكيان الكامل للكروموسوم • ويقدر بوليستر متوسط تركيب نواة الدور البينى النشيطة أيضيا أنه يتكون من حوالى ٩٪ DNA و ١٪ RNA و ١١٪ هستون و ١٤٪ بروتين ركازى • والتركيب بالنسب المئوية للكروموسوم المبنى على تحليل الكروموسومات المفصولة طبقا لطرق ميرسكى وريس هو كالاتى :

١ ـ متراكب DNA ـ هستون المستخلص بالملح (٩٠ ـ ٩٢٪) DNA (٤٥٪)
هستون (٥٥٪)

٢ ـ الركاز الكروموسومى بعد الاستخلاص (٨ ـ ١٠٪) RNA (١٢ ـ ١٤٪)
DNA (٢ ـ ٣٪)
بروتين لاهستونى (٨٣ ـ ٨٦٪)

وقد انتقد لامب (١٩٥٠) هذا البحث بشدة ، مصرا على أن ما سمى « بالكروموسومات المفصولة » ليس بكروموسومات مطلقا • ولكن ، رغم أنها فصلت من خلايا ليمفية فى الدور البينى ، فان هذه الاجسام ظاهرا تحتسب كروموسومية فى طبيعتها بما لا يزيد عن أنه قد أمكن تمييز « كروموسومات » تحمل المنظم النويى والنوية •

ويعتبر ميرسكى وريس (١٩٤٧) أن العمود الفقرى للكروموسوم المكون من اطار بروتينى قد يكون هو الجزء الوراثى او قد يكون مجرد بناء يتصل به الجزء الوراثى من الكروموسوم • والتكامل الكروموسومى لا يدمر بازالة المتراكب DNA ـ هستون بمحلولات كلورور الصوديوم ، ولذلك يعتبرا الكروموسوم المتبقى بعد الازالة أنه الوحدة الاساسية • ومن ناحية

أخرى . فان كاوفمان (١٩٥٠) ، على أساس تجريد الكروموسومات باستعمال انزيمات عالية النقاوة ، يتخذ وجهة نظر أشد محافظة ، وطبقا لها يعتبر الكروموسوم نسيج جزيئى متكامل لا يعتبر فيه أى بروتين أو أى حامض نووى معين على أنه الخاصة التركيبية الأساسية التى ليس عنها غنى . غير أنه من الممكن أيضا أن يكون لهذا النسيج نظام كيميائى ذو شقين متكاملين ، احدهما هو جزء ال DNA ـ هستون والآخر هو الجزء الركازى الذى يحتوى على بروتينات لاهستونية عديمة الذوبان و RNA (مازيا ١٩٥٢) .ويمكن عمليا بيان وجود كلا الجزءين باستخدام طرق الصبغ والاستخلاص .

أما الدور الذى تلعبه نواة المرحلة البينية فى فسيولوجى الخلية فانه يعرض مشكلة صعبة (مازيا ١٩٥٢) . ويجب تعديل الفرض بأنها مركز الاكسدة ، حيث أننا نجد أن الانزيمات المؤكسدة مركزة بصفة كلية فى الحبيبات السيتوبلازمية . وفى الواقع يبدو أن النواة موجودة فى بيئة لاهوائية تماما (سترن ١٩٥٥) . الا أن دراسات الفرى وميرسكى واوزاوا (١٩٥٥) الأكثر حداثة تؤيد بقوة الرأى بأن نويات الغدة السعترية فى العجل ، على الأقل لها القدرة على الأيض المؤكسد الفعال . وهذه النواة ليست أيضا مركزا للتنسيق ، فيما يختص بالنشاط القصير المدى . وذلك لانه يمكن للسيتوبلازم أن يعيش من غير نواة وأن يجرى به الأيض لفترة من الزمن وتشير تجارب نزع النواة (دانيللى ١٩٥٢ ، ١٩٥٣ ، ومازيا ١٩٥٢) الى أن النواة مركز لتوفير البدلات فهى تحكم نشاطات الخلية ولكن على أساس المدى الطويل وليس المدى القصير . ومن المحتمل أن هذا يتحقق عن طريق قدراتها التخليقية ، حيث انه من المعتقد أن DNA و RNA والبروتين تتكون فى النواة .

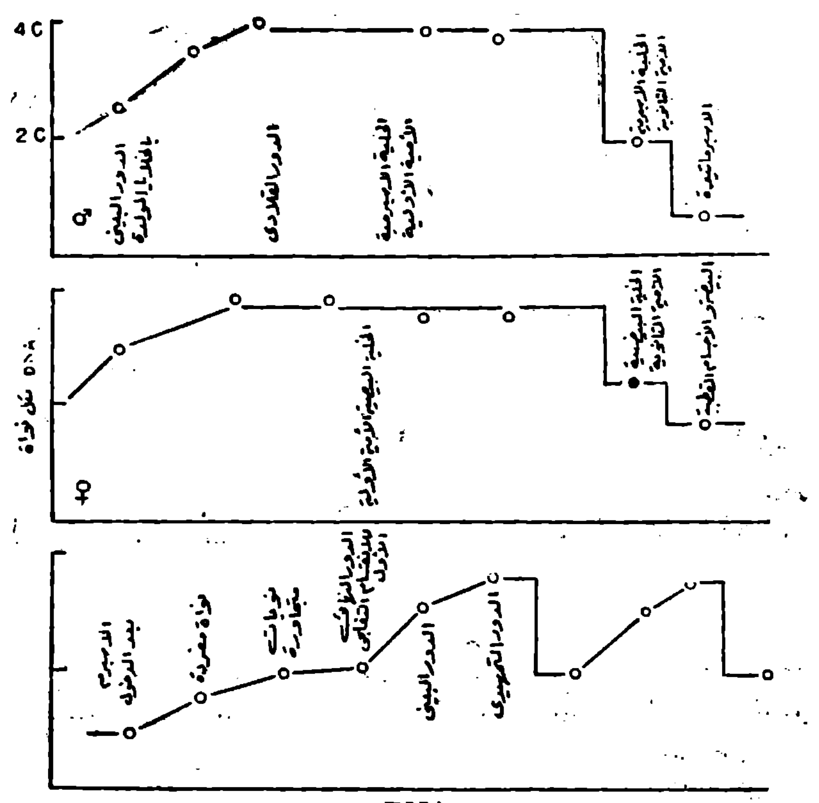
ومن الممكن أن يكون البروتين وربما RNA من أصل سيتوبلازمى فعلا ، وأنهما يدخلان النواة خلال الغشاء النووى . ولكن الحقيقة فى أن دورة RNA فى النواة أسرع منها فى السيتوبلازم ، وأنه يظهر ثانية بعد استنفاده بالهضم فى النواة أولا . وأنه يستنفد بسرعة من الخلايا المنزوع منها النواة ، كل هذا يشير الى أنه ، مثل DNA ، ذو أصل نووى . ومن الممكن أن يكون ذلك عن طريق التحول من DNA أو عن طريق عملية تخليق غير معروفة للآن .

في الانقســام الميتــوزى

من المتفق عليه عموما أن تضاعف محتوى DNA فى نواة الدور البينى يجرى فى نفس الدور قبيل بدء الانقسام الخلوى ، وذلك بالرغم من أنه يبدو أن بعض الاختلافات الصغيرة قد توجد ٠ ولهذا فمن المنتظـر ألا يجــرى تخليق لحامض DNA أو يجرى القليل منه فقط أثناء الانقسام ٠ ويستدل على ذلك من نتائج عدة باحثين ممن استخدموا كلا من طريقتى الكشف الفوتومترية والنظائر المشعة ٠ ويبين الشكل ١١ ــ ٤ تخطيطيا مستويات DNA فى الخلية أثناء انقسامات متتالية ، وتدل على أن المقدار الكلى يتنصف فى الدور الانفصالى عند حدوث الانفصال ، وأن اعادة تخليقه تنحصر فى مرحلتى الدور البينى والدور التمهيدى المبكر ٠ ففى خلايا الأطراف الجذرية فى الفيشيا تستمر فترة التخليق فى النسيج المرستيمى حوالى ست ساعات ، ويحل توقيتها قبيل الدور التمهيدى بحوالى ثمانى ساعات (هوارد وبلك ١٩٥٣) ٠

وفى الأنسجة الميوزية ، يبدو أن التخليق لا يتم حتى بدء الدور التزاوجى (ترادسكانتيا) أو الدور الضام (تريليوم) ٠ وتبقى القيم ثابتة خلال مرحلة الخلية الأمية لحبوب اللقاح وتنصف فى الانقسام الميوزى الأول ثم تتغـير الى الربع فى الأبواغ الصغيرة الحديثة التكوين ٠ ويبدأ التخليق من جديد فى الدور البينى المتأخر فى البوغ الصغير وينصف ثانية عند تكوين النواتين ، نواة الأنبوبة والنواة التناسلية ٠ وعندئذ يبدو أن عملية التخليق تقف فى نواة الأنبوبة ولكنها تتضاعف فى منتصف الدور البينى للنواة التناسلية التى تجهــز نفسها للانقسام الى خليتين اسبرميتين فى الأنبوبة اللقاحية (موزز وتايلور ١٩٥٥) ٠ ٠

والموقف فى الخلايا الأمية الأسبرمية والبيضية فى النطاط (شــكل ١١ ــ ٤) هو نفس الشىء الى حد كبير ٠ ومن الملاحظات الهامة (سويفت وكلاينفلد ١٩٥٣) هو أن الكروموسومات فى نويات الخلايا المولدة البيضية للنطاط تبدو منشقة قبل وبعد تضاعف كمية DNA ، وبذلك تلقى ظلا من الغموض على العلاقة بين كمية DNA وعدد الخيوط الكروماتينية ٠ وهذا يخالف ما وجد فى الدروسوفلا فى كروموسومات الغدد اللعابية التى تحتــوى على حوالى ٥٠٠ ضعف كمية DNA الموجود فى النــواة الثنــائية المجمـــوعة (كورنيك وهرسكوويتز ١٩٥٢) ٠ ومن الطبيعى أن نعتبر أن تخليق DNA



شكل ١١ ــ ٤ : التغيرات فى مقدار DNA أثناء تكوين الجاميطات فى النطاط ، ميلانوباص ديفرنتياليس ، فى الذكر (أعلى) ، فى الأنثى (وسط) وفى مراحل الانقسام التفلجى الأولى (أسفل) وتمثل الاحداثيات الافقية القيم النسبية للزمن .

وتكاثر الكروموسوم عمليتان متوافقتان فى الحدوث وتتلازم كل منهما مع الأخرى . ولكن قد يكون أيضا أن عملية التكاثر هى فى الحقيقة اتصال المواد الكروموسومية التى خلقت قبل ذلك (شوارتز ١٩٥٤) .

وتغيرات البروتين فى الخلية أثناء الانقسام ليست معروفة تماما . وقد بين كاسبرسون (١٩٤٧ ، ١٩٥٠) أن نسبة الحامض النووى الى البروتين تتغير من ١ : ٢٠ فى الدور التمهيدى الى ١ : ٣ فى الدور الاستوائى مما يشير الى اختفاء ملحوظ للبروتينات النووية أثناء المراحل الأولى للانقسام ولكن سويفت (١٩٥٣) يقترح أن التكثف الى بروتينات نووية وليس الاختفاء ربما هو الذى يفسر التغيرات التى وجدها كاسبرسون فى امتصاص أشعة

ما فوق البنفسجى • وقد يفسر أيضا فقد البروتينات لتكوين المغزل جزءا من النسبة المتغيرة •

وتجعل التغيرات الممكن حدوثها أثناء الانقسام مشاهدات ريس وميرسكى (١٩٤٩) ذات علاقة مباشرة بصفة خاصة • وحيث ان كمية DNA لايمكن أن تفسر التغيرات الكروموسومية فى الدور التمهيدى (أى الحلزنة و ٠٠٠٠ الخ) . فان الفروق بين كروموسومات الدور الاستوائى المنكمشة وكروموسومات الدور النهائى والدور البينى الممدودة يجب أن تعزى اما الى زيادة فى المحتوى البروتينى ،وهو ما يخالف المشاهدات القليلة التى أجريت . واما الى تغير فى حالة البروتينات النووية فى الكروموسوم • وتبين الدراسات التى تجرى على النويات المفصولة ، أنها اذا وضعت فى محلول غير قابل للتحليل الكهربى مثل السكروز فان كروموسومات الدور البينى تكون ممدودة . ولكن تحدث اضافة أملاح الى البيئة تكثفا شديدا بها • وتمنع هذا التكثف ازالة المتراكب DNA ـ هستون بينما لا يمكن باضافة أملاح احداث تكثف فى الكروموسومات الفرشائيه فى الخلايا البيضية الأمية فى الضفدعة حيث أنها لا تحتوى الا على قليل من DNA • ولذلك يبدو أن تكثف المتراكب DNA ـ هستون هو المسئول عن التغيرات المشاهدة فى الكروموسومات . ولكن لم يتوافر للآن جواب عما يدخل فى عملية التكثف بالمفهوم الكيميائى •

فى التكوين

أجرى عدد من الدراسات الكيميائيه الخلوية على الأجنة لتحديد طابع التغير الكيميائى فى النويات كدالة للتكوين • وبينما يمكن اكتشاف التضاعف العادى لمقدار DNA فى نويات الدور البينى ، فان نويات هذا الدور الجنينية فى الفأر والنطاط والزنبق تظهر مدى من التغير فى كميات DNA أوسع مما فى الخلايا التى يمكن فيها تحديد مرحلة الانقسام فى دقة اكبر (الفرت ١٩٥٠ . سويفت وكلاينفلد ١٩٥٣) • غير أن القيم تقع . كما هو المنتظر . فيما بين ضعفين وأربعة أضعاف الموجود فى النواة الأحادية المجموعة. ومن الممكن أن نعزو التباين الى عدم توافق وقت انقسام الخلايا فى النسيج المنقسم (سويفت ١٩٥٣) • وقد وجد أن نويات البيضات تحتوى على مقدار كلى من DNA أعلى من نويات الاسبرم فى نفس النوع • غير أن المشكلة

تتعقد بزيادة احتمال التلوث من سيتوبلازم البيضة الذى قد يحوى احتياطيا من DNA فىصورة مجردة قذفت اليه من الخلايا المغذية المنحلة • وفى المراحل الأخيرة للتكوين فى قنفذ البحر ، أى من الجاسترولا الى البلوتيوس يحتفظ بثبات مقدار DNA فى الخلية (مازيا ١٩٥٢) •

وقد قام مازيا (١٩٥٢) وسويفت (١٩٥٣) بتقييم معلوماتنا الحاضرة عن كيمياء الكروموسوم وعلاقتها بالخلية بصفة عامة • فالكروموسوم بناء مزدوج التركيب مكـون من جزء DNA ـ بروتين أساسى (هستون أو بروتامين) وجزء RNA ـ بروتين (يحتوى على التربتوفان والتيروسين) • ويبدو أن الاحتمال يكون أقوى فى أن الاول هو الذى يقوم بدور المادة الوراثية فى الخليه ، وبهذه الصفة تكون وظيفته من النوع طويل المدى • أما الجـزء الثانى فانه مع ارتفاع انتاجه والتباين الكبير فى كميته ووجوده فى كل من النواة والسيتوبلازم ، له دور قصير المدى حيث أنه يحكم الأوجه المباشرة والأكثر الحاحا من نشاط الخلية • وللآن قد أمكن بيان أن تخليق كل من الحامض النووى والبروتين يجرى فى النواة ، ولكن هناك قلة نسبية فى الانزيمات العادية التى تحكم الوظائف الفسيولوجية فى الخلية بصفة عامة (داونس ١٩٥٤) • ولذلك فان النـواة تتطفل على السيتوبلازم لسد ما تحتاج اليه من طاقة • غير أن السيتوبلازم يعتمد أيضا على النواة ، ويقترح مازيا أن النواة تقوم بوظيفتها عن طريق توفير البدل باستمرار لما ينقص من الأنظمة السيتوبلازمية وربما كان ذلك عن طريق RNA الذى يتكـون فى النواة ويمر الى السيتوبلازم ، وأن الطبيعة المسامية للغشاء النووى هى بالدرجة التى تسمح بسهولة مرور للمواد خلال الغشاء فى أى من الاتجاهين (واطسون ١٩٥٥) •

أما من وجهة تميز الخلايا ، فلم توفر لنا بيانات كيمياء الخلية اجابات سهلة عن الكيفية التى تصبح بها خلية مختلفة عن الأخرى • وتشير مشاهدات بيرمان (١٩٥٢ أ ، ب) ، عن المظهر المتغير للكروموسومات فى الأنسجة المختلفة الى أن أجزاء مختلفة من الكروموسوم قد تنشط وظيفيا فى وقت ومكان معينين لتلعب دورا فى تميز الخلايا • ولكن الأوان لم يحن بعد للتكهن عن المعنى العام لهذه البيانات • على أن دراسات لنج وبريجز (١٩٥٥) تكشف عن أن النواة قد تتميز بنفس المعنى الذى يجرى فى الخلايا والأنسجة • وبزرع نويات من ميزودرم الحبـل الظهرى ومن الخلايا التى سـتكون الصفيحة النخاعية فى بيضات منزوعة النواة فى الضفدع ، أمكنهما بيان أن هذه النويات لها القدرة

على الاستمرار فى الانقسام ، ولكن الخلايا المشتقة من انقسامها لا تتميز الى الطبقات الثلاث التى تكون الجنين الطبيعى • وقد استنتجا من ذلك أن النويات المأخوذة من مناطق متميزة هى أيضا متميزة •

ولهذا يبدو أن التميز سيتوبلازمى ونووى فى طبيعتـــه وربمـــا فى نشأته • وهو استخلاص تدعمه أيضا دراسات دانيللى (١٩٥٢) الخاصة بنقل وزرع النويات فيما بين أنواع الأميبا ، وكذلك دراسات هامرلنج (١٩٥٣) التى تبين بكل وضوح فى الاسيتابيولاريا أن النويات مسئولة عن تأثيرات انتاج المظهر • غير أننا مازلنا بعيدين كل البعد عن تقديم أى تفسير يسمح بربط كيمياء الكروموسوم والنواة بالاحداث المورفولوجية كما تظهر خــلال عملية التميز •

الباب الثانى عشر

الكروموسومات والجينات

يكشف التحليل الكيميائى أن الكروموسوم يتكون معظمه من أحماض نووية وبروتينات مع احتمال وجود مكونات أخرى صغرى ، أى قليلة فى كمياتها ، ولكن ليس من الضرورى أن تكون صغرى فى أهميتها • ويستدل على هذا من دراسات مازيا (١٩٥٤أ) واستفنسن (١٩٥٣ ، ١٩٥٥) التى تشير الى أهمية الأيونات ثنائية التكافؤ فى الاحتفاظ بالكيان البنائى للكروموسوم •

ولا يعرف كيف تتصل المكونات المختلفة بعضها ببعض لتكون الكروموسوم • ورغم أننا قد ناقشنا الاحتمال الكبير فى أن DNA يتمتع بدور جينى رئيسى الا أن ثقتنا لاتزال قليلة فيما يتعلق بأى الأجزاء من النسيج الكروموسومى يكون الجين • غير أن اهتمامنا بالجين ، عند هذا المستوى من المناقشة ، لايرجع فقط الى أن الطبيعة المادية والكيميائية للجين كانت ولا تزال ذات أهمية بالغة منذ بدء الوراثة ، بل يرجع أيضا الى الصعوبة الحقة الواقعية فى التمييز بين الطفرات الجينية والتغيرات الكروموسومية (ستادلر ١٩٥٤ ، مولر ١٩٥٤ أ ، ب) • وللآن لم تحل هذه الصعوبة ، ولكن ادراك وجود المشكلة أثار التساؤل عما اذا كان الجين لايزال ، كما كان يظن من قبل ، هو الجسم الحبيبى المحدد المعالم الذى يمكن قياس أبعاده • والواقع أن الاقتراح قد قدم بأنه لم يعد يعتبر من الضرورى وجود حدود ثابتة لأبعاد الجين (جولد ـ شمدت ١٩٤٦ ، ١٩٥١) • وكما سنرى ، يمكن تعريف الجين بطرق شتى ويميل التعريف المقترح الى وضع حدود تقريبية لحجم الجين • ولكن مازال باقيا أن نحدد الى أى مدى تنطبق هذه الأبعاد على الحقيقة • وحاليا يجب أن تؤخذ أى اعتبارات أو آراء عن حجم الجين ، على أنها مؤقتة وفى حدود المعلومات الحاضرة •

تعريف الجـــين

ان العقيدة عن الجين هى امتداد منطقى للصفة الوراثية التى يحددها ، حيث انه لا يمكن ادراك وجود أى جين الا عند مقارنة صورته الطافرة ، بطرق متنوعة ، مع الطراز العادى أو البرى للجين المفروض أنه قد نشأ منه • ويعزى الكثير من صحة نظرية الكروموسومات للوراثة الى الحقيقة فى أنه يمكن الرجوع بأى صفة مميزة ، تورث على وجه يمكن التنبؤ به ، الى جين يحددها يقبع فى النواة فى كروموسوم معين ، وأنـه يمكن عن طريق العبور اسناد هذا الجين الى منطقة معينة من الكروموسوم •

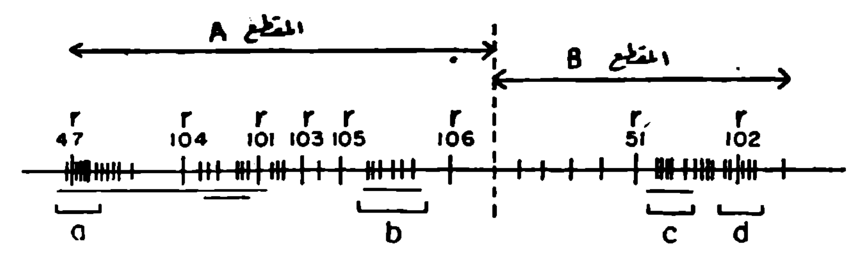
ولهذا ، فان أول تعريف للجين هو أنه « الوحدة النهائية للاتحادات الجديدة » • أو بعبارة أخرى ، أن الجينات هى تلك الأجزاء من الكروموسوم التى يمكن أن يقع العبور بينها وليس داخلها • وعلى ذلك فللكروموسوم تنظيم طولى يتصل عمل أجزائه بتحديد الخصائص المختلفة للفرد • على أن تحديد أية صفة قد يعتمد على جين واحد فقط أو قد يعتمد ، وهو الاكثـر احتمالا ، على تعاون عديد من الجينات ، وعلى المستوى السيتولوجى ، فان تدعيم هذا الرأى يتوافر عن طريق التميز الطولى للكروموسومات الميوزية ، وبالشرائط التفصيلية فى كروموسومات الغدد اللعابية فى ذات الجناحين • والواضح أن كثيرين من باحثى الوراثة السيتولوجية قد عبروا عن اعتقادهم بوجود تناظر تام ١ : ١ بين الجين والشريط فمثلا يعتقد أن الشريط 3C, فى الكروموسوم X هو مركز الجين « غير منتظم العديسات fa » • كما ذهب البعض الى أن الشريط يحوى أكثر من جين واحد ، ولكن ليس هناك دليل ايجابى أو حاسم ، سوى قرائن غير واقعية ، على أن مركز الجين فى الكروموسوم موجود فى منطقة الشريط أو فيما بين الشرائط •

وتكوين الاتحادات الجديدة ، على الرغم من فائدتها فى ارساء وجود التنظيم الطولى فى الكروموسوم ، فان لها قيودها وأوجه قصورها • ففى الكائنات الراقية يمكن اكتشاف معدلات للعبور تصل من واحد فى ١٠^٤ الى واحد فى ١٠^٦ (بونتكورفو ١٩٥٢ ، ستادلر ١٩٥٤) ، بينما يمكن فى بعض الكائنات الدقيقة الوصول الى واحد فى ١٠^١١ (ديمرك ١٩٥٥) • غير أنه بمجرد تقارب معدل العبور من معدل طفور الجينات المعينة فان النتائج تصبح غير قاطعة وتصبح كذلك موضعا للتساؤل • وفى حالة استعمال اعداد كبيرة

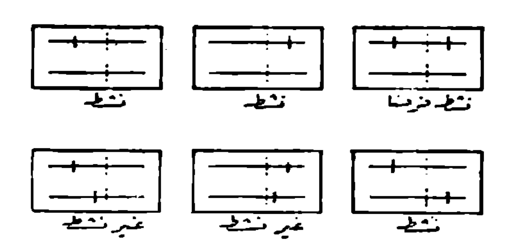
من الافراد · وتحديد المناطق الدقيقة من الكروموسوم المطلوب دراستها بجينات واسمة مناسبة · فان كثيرا من المواقع التى كان يظن أنها جينات مفردة ذات أليلات عديدة · قد وجد أنها تتألف من اثنين أو ثلاثة مواقع منفصلة ذات تأثيرات متشابهة أو مماثلة مثل المواقع « أبيض العين w » و « متفرع f » و « لوزنج lz » و « فرميليون v » فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (لويس ١٩٥٢ ، جسرين ١٩٥٣ ، ١٩٥٤ ، ١٩٥٥ أ ، ب) و « محبب X - (Bx) » و « نجمى ـ نجيمى S - ast » فى الأوتوسومات (لويس ١٩٥٠ ، ١٩٥١ ، ١٩٥٥) وسرود الطوافر فى السالمونللا (ديمرك وبلمستراند وديمرك ١٩٥٥) وفى البكتريوفاجات (بنزر ١٩٥٥) · وفى وقت ما كان المعتقد أن تكوين اتحاد جديد هو وسيلة حاسمة للفصل بين جينين غير أليلين ، ومازال هذا صحيحا الى الحد الذى تدل عليه الدراسات فى الدروسوفلا والذرةولكنالدراساتالحديثةفى السالمونللا والبكتريوفاجات تبين أنه يمكن أن تحدث اتحادات جديدة بين أليلات موقع معين ·

وقد أجرى بنزر (١٩٥٥ ، ١٩٥٦) دراسة لمجموعة من طوافر r المتماثلة المظهر تنتمى الى المجموعة الثانية فى البكتريوفاج T_4 · وهذه طوافر لها القدرة على احداث انحلال بعض سلالات اشيريشياكولاى المعينة وليس غيرها · وتتجمع الطوافر فى سرد داخل قطعة محدودة جدا من الخريطة الارتباطية ، ويمكن اختبار أليلية كل منها للآخر باستخدام تكنيكخاصللعدوى المختلطة · وقد أمكن بهذه الاختبارات بيان أن المجموعة الثانية تتكون من مقطعين مستقلين وظيفيا A و B (شكل ١٢ ـ ١) · وأن الطـوافر فى المقطع A ، بينما تسلك كأن كلا منها أليل للآخر ، حيث لا تسبب العدوى المختلطة انحلالا مستفيضا ، فانها تكون غير أليلية للطوافر الموجودة فى المقطـع B · ويمكن اكتشاف العبور فيما بين المقطعين وداخل كل منهما عن طريق انتاج طراز برى عقب العدوى المختلطة (شكل ١٢ ـ ٢) ، ولكن كان تكوين اتحادات جديدة داخل المقطع بين طوافر السرود الدقيقة مما له أهمية خاصة (مرموز للشرود الدقيقة من a الى d فى شكل ١٢ ـ ١) ·

والطوافر فى السرود الدقيقة كل منها أليل للآخر كما ذكرنا عاليه ، ومع ذلك فمن الممكن بيان حدوث اتحادات جديدة فيما بينها · ويبين شكل ١٢ ـ ٣ درجة تكوين الاتحادات الجديدة التى تقع فى السرد a · ويفشل الطافر r47 فى أن يعرض اتحادا جديدا مع r812 و r295 و r168

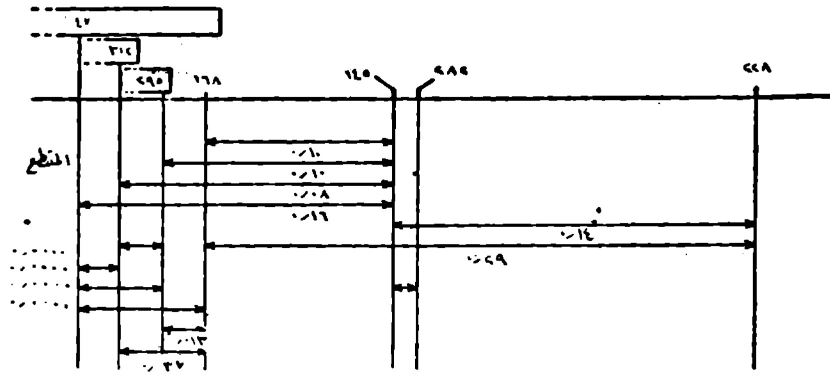


شكل ١٢ ـ ١ : تحديد مبدئى لمواقع طوافر rII فى البكتريوفاج T_4 rII مع بيان المقطعين الابتدائيين A و B والسرود الدقيقة a - d وطوافر المقطع A ليست أليلية لطوافر المقطع B ، فى حين أن طوافر المقطع الواحد أليلات غير مطابق كل منها الآخر • وتمثل الخطوط الأفقية طوافر لا تظهر اتحادات جديدة مع الطوافر الأخرى التى تقع فى مداها وربما تكون نوعا من التغيرات •



شكل ١٢ ـ ٢ : ملخص الطريقة التى يمكن بها تحديد مواقع طوافر rII داخل المجموعة الارتباطية وتعيين علاقة « الأليلية الكاذبة » بينها • يفشل المظهر rII فى احداث انحلال للسلالة K من اشيريشيا كولاى ، ولكن يمكن ايجاد حالة « خليط ثنائى » بأن نعدى البكتريا بالطافرين المستقلين فى الحصول عليهما • عندما يكون الطافران (موقع كل منهما مبين بخط رأسى متصل) فى مقطعين مختلفين (يفصلهما خط رأسى منقوط) يحدث انحلال شامل (نشيط) حيث ان كلا من هذين الطافرين مستقل وظيفيا • ويلاحظ فشل حدوث الانحلال عندما يكون الطافران فى نفس المقطع • وفى الواقع يحدث بعض الانحلال فى المزارع غير النشيطة ولكن يمكن فى هذه الحالات عزو ذلك الى تكوين اتحادات جديدة بين الاليلات غير المتطابقة ، كما يمكن اتخاذ معدل حدوثها كمقياس للمسافة التى تفصلهما داخل المقطع •

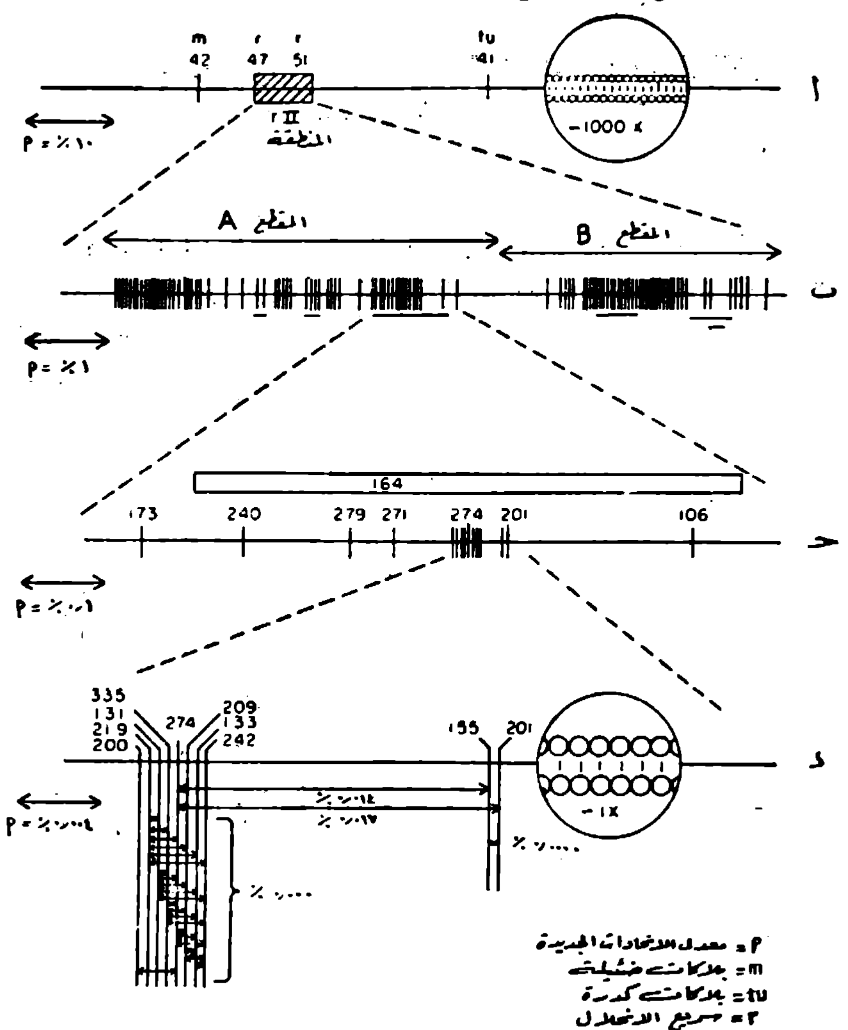
الا أن r312 و r295 يجرى بينهما وبين r168 اتحـادات جديدة ويفسر بنزر هذه النتائج بافتراض أن الموقع الطافر يمتد على مدى طول معين من الخريطة الارتباطية (يدل عليها طول الخطوط فى شكل ١٢ ـ ٢) وأن تكوين الاتحادات الجديدة يجرى فى المسافه فيما بين هذه الأطوال • وتستدعى هذه النظرية فرض تداخل مواضع الطوافر الواحدة منها مع الأخرى أى أن r47 يتداخل فى أليلات أخرى فى السرد ، ولكن قد يكون أيضا أن تغيرات من نوع ما قد تفسر هذا التداخل المقترح •



شكل ١٢ ـ ٣ : خريطة ارتباطية للسرد الدقيق داخل المقطع a فى البكتريوفاج T_4 ومبين معدل تكوين الاتحادات الجديدة بين الاليلات غير المتطابقة ، وفى حالة عدم اكتشاف اتحادات جديدة يفرض أن الطوافر متطابقة ٠

ويمثل شكل ١٢ ـ ٤ التشريح المتتالى لجزء من الخريطة الارتباطية الى أليلات معينة ٠ غير أنه يجب ادراك أن الاصطلاح « أليل » ليس له فى وراثة الدروسوفلا والذرة نفس المعنى الذى له فى البكتريوفاجات ٠ ففى الكائنات الراقية ، الأليل ، فى حدود المعروف ، غير قابل للتجزئة عن طريق تكوين اتحادات جديدة ٠ وهذا هو التعريف الكلاسيكى للأليل ٠ أما فى البكتريوفاج فان الأليلات ، ولنقل فى المقطع A تنتظم فى نمط طولى على مدى الخريطة الارتباطية ويمكن فصلها عن طريق الاتحادات الجديدة ٠ وطبقا للتعريف الكلاسيكى يعتبر كل منها غير أليلى للآخر ، حيث انه يمكن الفصل بينهما ٠ ولكن ، على المفهوم الوظيفى يعتبر كل منها أليلا للآخر حيث انها تتشابه مظهريا فى تأثيراتها ٠ وان العدوى المختلطة لبكتيرة بحبيبتين بهما طافرتين من نفس السرد لا تتسبب فى انحلال شامل ٠ ويقترح بنزر (١٩٥٥) أنه من الممكن حدوث اتحادات جديدة داخل الجين ، « وذلك ببساطة لأن الوحدات الوراثية الوظيفية تتكون من عناصر أصغر » ٠ للاتحادات الجديدة والطفور ولكن هذا الرأى لا يتفق مع دراسات الدروسوفلا حيث نجد أن وحدة الوظيفة ووحدة الاتحادات الجديدة ووحدة الطفور واحدة وهى نفس الوحدة المادية (جرين ١٩٥٥ أ) ٠ وليس من المحتمل أن تختلف الوحدات الوراثية الى حد كبير فى صور الكائنات المختلفة التى درست ، حيث انه يبدو أن DNA المقام المشترك فى الوراثة ، ولكن قد تكون عملية تكوين الاتحادات الجديدة فى البكتريوفاجات مختلفة جذريا عنها فى الكائنات الراقية ، وأن هذا يحدد الدرجة التى يمكن أن ينقسم بها الجين الى أجزائه ٠

ويمكن أيضا ترجمة نتائج البكتريوفاجات الى مسافات كيميائية نوعية • وكما يدل شكل ١٢ ـ ١ ، فان المسافات المبنية على الاتحادات الجديدة كبيرة الى حد معقول على الرغم من أن الخرائط الارتباطية لابد وأن تكون فى منتهى الصغر ماديا • وهذا لابد أن يعني أن معدل الاتحادات الجديدة لكل وحدة من المادة الوراثية أعلى مما هو فى الكائنات الراقية • وفوق ذلك ، فقد قدر أن



شكل ١٢ ـ ٤ : خرائط ارتباطية للبكتريوفاج T_4 (أ) مكان المنطقة rII بالنسبة للطوافر الأخرى • ويمثل الجزء المحاط بدائرة أزواج النويتيدات طبقا لنموذج واطسون ـ كريك لجزىء DNA ومؤسس على الفرض أن كروموسوم البكتريوفاج هو خيط من DNA (ب) مقطعى A و B فى المنطقة rII (جـ) مجموعة منتخبة من الطوافر بمقياس رسم أكبر • (د) بتكبير أعظم •

عدد النويتيدات لكل حبيبة بكتريوفاجية هو حوالى ٤ × ١٠^٥ (هيرشى وديكسون وتشيس ١٩٥٣) . فاذا قبلنا بصفة مبدئية نموذج واطسون - كريك لجزىء DNA ، فهذا يعنى ٢ × ١٠^٥ أزواج من النيويتيدات . فاذا فرض أن طول الخريطة الوراثية للبكتريوفاج T_4 والمؤلفة من ثلاث مجموعات ارتباطية هو ضعف الطول الحالى وهو ١٠٠ وحدة ، فان معدل الاتحادات الجديدة لكل زوج من النويتيدات يكون ١٠^-٣ فى المائة . وبعبارة أخرى ، اذا وقع طافران بحيث يبعد كل منهما عن الآخر بمسافة نويتيدة واحدة ، فان فردا واحدا من كل ١٠^٥ من النسل يكون من طراز الاتحادات الجديدة . وهذه الحسابات ، كما أشار بنزر ، تقريبية جدا ولكنها تدل على أن وحدات الاتحادات الجديدة لا تزيد عن ١٠ الى ١٢ زوجا من النويتيدات أو عن ٣٤ الى ٤٠ أنجستروما فى الطول (شكل ١٢ - ٤) ومثل هذه المسافات المبنية على الاتحادات الجديدة أصغر مما يوجد فى الكائنات الراقية عدة درجات .

ويوجد موقف مشابه بعض الشىء فى السالمونللا (ديمرك وبلمستراند وديمرك ١٩٥٥) . فمن بين ٤٢ طافرا لعوز السيستين ، تقع ثمانية فى المجموعة A وعشرون فى المجموعة B وأربعة عشر فى المجموعة C . وقد أمكن فى طوافر الاغتذاء الأخرى عمل تجمعات مشابهة . ودرجة التشابه بين الطوافر التى تنتمى الى أية مجموعة أعلى منها بين الطوافر الموجودة فى مجموعات مختلفة . وكما هى الحال فى البكتريوفاج ، هناك دلائل على وجود أليلية بين طوافر المجموعة الواحدة وعدم وجودها بين طوافر المجموعات المختلفة . ومع ذلك تقع اتحادات جديدة بين طوافر المجموعة الواحدة . وقد اقترح أن « جميع الطوافر التى تنتمى الى نفس الفئة (المجموعة) هى أليلات غير متطابقة لنفس الموقع الجينى » . ولهذا فان هذا التعريف يتفق مع التعريف الذى اقترحه بنزر فالموقع الوراثى يشمل مقطعا صغيرا من خريطة الارتباط . والتغيرات التى تقع داخل المناطق المختلفة لهذا المقطع تؤدى الى نشأة أليلات مختلفة . ومن الممكن أن يؤدى الاستقطاع الى ادماج أليل من الواهب الى الخلية المستلمة . وعلى الاساس الذى نوقش فيما سبق فان الجزء المستقطع قد يكون أصغر من الموقع ولكنه فى حجم الأليل أو أكبر منه .

وقد عرف الجين أيضا على أنه « الوحدة النهائية للطفور » وهذا التعريف يفترض التماثل والتطابق التام بين الجين وأصغر مقطع من الكروموسوم له القدرة على التغير الذى ينعكس فى هيئة صفة مظهرية يمكن اكتشافها .

وتحت معظم الظروف لا تصادفنا صعوبة فى المساواة بين هذا التعريف والتعريف المبنى على أن الجين (أو الأليل ، كما استعملناه آنفا) هو وحدة الاتحادات الجديدة • ولا تدع دراسات البكتريوفاجات والسالمونللا ، التى وصفت عاليه ، أى شك فى أنه يمكن بالاتحادات الجديدة تحليل الجينات التى تقع على مسافة ١٠٠ أنجستروم أو أقل فيما بينها • ولا تختلف كثيرا هذه الدرجة من الحجم لوحدة الاتحادات الجديدة عن القيمة التى حسبها لى (١٩٥٥) لحجم الجين من دراسات الطفور نتيجة الاشعاعات (أنظر الجزء التالى من هذا الباب) •

وهناك تعريف ثالث هو أن الجين « وحدة للنشاط الفسيولوجى » • وانه لمن السهل نسبيا ، على المستوى النوعى ، التمييز بين جين يحكم مظهرا معينا وجين يحكم مظهرا أخر مختلفا ومميزا • ولكن التفارق يصبح أقل وضوحا كلما أصبحت عوامل التمييز أميل للطبيعة الكمية أو كلما حدث تداخل بين المظاهر • وتؤكد طوافر فى البكتريوفاجات والأليلات الكاذبة فى الكائنات الأخرى هذه الصعوبات الأصيلة • فطوافر r فى المجموعة الثانيه وطوافر عوز السيستين لأية مجموعة واحدة فى السالمونللا تتشابه مظهريا • ويمتد هذا التشابه الى المستوى الكيميائى الحيوى للتخليق فى حالة السالمونللا • وعلى ذلك فلا مناص من الاستخلاص بأن الوحدة الوظيفيـة للكروموسوم أكبر كثيرا من وحدة الاتحادات الجديدة أو وحدة الطفور (بونتكورفو ١٩٥٢) • ولهذا فمن الممكن تقسيم وحدة النشاط الفسيولوجى الى وحدات أصغر عن طريق الاتحادات الجديدة والطفور • ويبدو أنه من الأوفق أن نتبع ديمرك (١٩٥٥ ، ديمرك ، وبلمستراند وديمرك ١٩٥٥) فى الاشارة الى هذه الوحدة على أنها « موقع » وليست جينا أو أليلا • فالموقع ، اذا هو جزء من الكروموسوم ذو وحدة وظيفية وأن أى طفرة تحدث داخل حدوده تتسبب فى تعويق لهذه الوظيفة • فجميع الطفرات ، الواقعة فى هذا الجزء ستكون متشابهة مظهريا على الرغم من أنه يمكن الفصل بينها بالاتحادات الجديدة وتقسيمها بالطفرات • ونتيجة لذلك فإن نص النظرية الفرضية « جين واحدة لوظيفة واحدة » (هورويتز ولويبولد ١٩٥١) قد يتوافر له أساس مادى أكثر دقة اذا ما استعملنا الوحدة الفسيولوجية وليس وحـدة الاتحـادات الجديدة أو وحدة الطفور •

ومن ناحية أخرى ، يجب أن نؤكد أنه ليس من السهل القطع بالتماثل الوظيفى بين الأجزاء المتجاورة من الكروموسوم • مهما كانت كبيرة أو صغيرة

وبوجه خاص فى حالة وجود مواقع متجاورة ومتعاونة وظيفيا كالأليلات الكاذبة. ويدافع كل من جرين (١٩٥٥ أ) ولويس (١٩٥٥) للتوحيد بين الجينات المكانية والوظيفية والمبنية على الاتحادات الجديدة والطفرية • وكما يشير استيفنز (١٩٥٥) فاننا مازلنا فى انتظار مقام مشترك للاتفاق يسـمح بتوحيد الآراء الحاضرة المختلفة • ولكن لا يمكن أيضا أن يرتكز تعريف واحد للجين ، مقبول من الجميع ، على عامل فاصل واحد سواء كان الوظيفة أو السلوك أو الحجم •

ويضيف بونتكورفو (١٩٥٢) تعريفا رابعا للجين ، وهو بالذات « أنه الوحدة النهائية للتكاثر الذاتى » • ولكن ، كما يؤكد هو أيضا ، لا يدل هذا التعريف على كثير من المعنى الا اذا أدرك المرء ما هو الجزء الذى يكاثر نفسه • فاذا كانت النظرية الفرضية لبللنج الخاصة بالعبور ، وآراء ليفنتال وفسكونتى (١٩٥٣) ودورمان وتشيس وشتال (١٩٥٥) الخاصة بالنسخ التجزيئية ، لها أى أساس من الصحة فلربما يمكن فى نهاية الامر حساب حجم وحدة التكاثر الذاتى • ويبدو أن دراسات البكتريوفاج وعنصر التحول فى النيموكوك والاستقطاع فى السالمونللا تهيىء حاليا أعظم أمل • ولكن افتقارنا الى المعلومات عن التركيب البنائى للجين فى الوقت الحاضر وبالتأكيد عن أى جسم يتكاثر ذاتيا يجعل حل هذه المشكلة عبئا ليس باليسير •

ويجب أن يكون واضحا تماما أنه يوجد بين كل من التعاريف الأربعة التى أعطيت وبين الآخر درجات مختلفة من عدم الاتساق • وأن كل تعريف منها ذو معنى فقط فى حدود طرق التكنيك المستعملة فى دراسة الجين • والواقع أن ستادلر (١٩٥٤) يؤكد النقطة فى أنه من الواجب أن نفرق فى جلاء بين « الجين الفرضى » المستخلص من الوراثة التقليدية (الكلاسيكية) الذى صور سابقا على أنه حبيبة كرية منفصلة تورث على نحـو مندلى ، وبين « الجـين العامل » الذى يمكن تعريفه فقط على أنه أصغر جزء من الخيط الجينى الذى يمكن بيان أنه مرتبط باستمرار بحدوث تأثير وراثى معين • وهذا التعريف لا يقرر سوى أن للجين خواص ، ونكون أقرب ما نكون من هذا التعريف فى الحالة التى يعتبر الجين وحدة للنشاط الفسيولوجى • فاذا صح هذا ، فان دراسات وراثة الكائنات الدقيقة تخبرنا أن الجين قابل بعد هذا للتجزئة الى عناصر للاتحادات الجديدة ، وعناصر للطفور • ولكنا ما زلنا ننتظر ما اذا كان الجين أو وحيـداته يفصلهـا عن الجينات المجاورة فواصل محـددة •

وقد يشير التركيب الشريطى لكروموسومات الغدد اللعابية الى أن هذاصحيح ولكن الأمر لا يعدو أن يكون اقتراحا فقط ٠

وأمام بلوغ هذه الدرجة من الصعوبة فى تعريف الجين تعريفا دقيقا فاننا نصادف صعوبة مماثلة فى اعطاء أى تعريف للطفرة الجينية ٠ حيث انتعريف الأخيرة يفترض قبلا تعريف الأول لأنه لا يمكننا ادراك وجود الجين الا عن طريق صورته الطافرة ٠ وهذا الكلام يشمل نوعا من التعليل الحلقى الذى لا ينتهى ٠ والمعروف تجريبيا أن الطفرات تشمل مجموعة مختلطة منالتغيرات الوراثية ٠ وواضح أن البعض هو تغيرات كروموسومية والبعض الآخرطفرات تعبيرية (أى تأثيرات الموضع) بينما البعض الآخر لا يعطى أى دليل على أنه مصحوب بظواهر خارج الجين ٠ فهل تعزى المجموعة الاخيرة الى تغيرات داخل الجين (طفور تحولى أو طفرات موقعية) أم لا ٠ هذا أمر سيظل موضـــــع الجدل ما دمنا نفتقر الى اختبارات حاسمة ٠

حجم الجـــين

يتضمن أى اعتبار لأبعاد حجم الجين أن له حدودا معينة ٠ وفىغياب البيانات الحاسمة عن الطبيعة الكيميائيه للجين وبالاضافة الى عدم الاتساق الذى صادفناه فى تعريف الجين ٠ فان تقديرات تحديد حجم الجين لا تزيد على أنها مجرد تمرينات عقلية ، ولا سيما وأن العقيدة الكلاسيكية عن الجين الحبيبى بدأت تتهاوى تدريجا أمام فكرة أكثر تفككا فى ادراكها تعترف ، من ناحية ، بوحيدات للاتحادات الجـديدة وللطفـور المستقل ٠ ومن ناحية أخرى ، تعترف بالعمل المشترك بين الجينات المتجاورة ٠ ولهذا فان العقيدة عن الجين فى الوقت الحاضر هى عن الوظيفة والسلوك أكثر منها عنالتركيب البنائى ٠

على أن هناك دراسات معينة عبورية واشعاعية تميل الى وضع حد أعلى « لحجم » الجين ٠ وهذه القيم لها أهمية فقط اذا اعتبرت فى حدود اطار الرجوع الى طرق التكنيك التى أدت اليها ، وتظهر الصعاب اذا توسعنا فى استعمال هذه القيم ٠ فمن حيث العبور ، فان الجينات التى يبتعد بعضها عن بعض ١٠٠ أنجستروم يمكن فصلها اذا كان التكنيك يسمح باكتشاف عبور

واحد فى كل ٥١٠ من الأفراد (بونتكورفو ١٩٥٢) • وقد دفع بنزر (١٩٥٥) كما ذكرنا ، حجم وحدة الاتحادات الجديدة الى حدود أقل • واذا فرضنا ان الجين يشغل الحد السابق وهو ١٠٠ أنجستروم أو أقل ، فان تقدير الحجم يكون فى اتفاق معقول مع التقديرات المستقلة التى قام بها تيموفيف ـ رسوفسكى ودلبروك (١٩٣٥) ولى (١٩٥٥) من تجارب « حجم الهدف » الاشعاعية ، ولكنها أقل بعدة درجات من التقديرات الأخرى • فعلى أساس أربعة جينات واقعة فى طول محدود من كروموسوم الغدة اللعابية قد استخلص مولر (١٩٤٧) أن لهذه الجينات متوسطا للطول يبلغ ١٢٥٠ أنجستروما ، بينما يعتبر بونتكورفو أن ٤٥٠٠ أنجستروم هى قيمة تقريبية لحجم الجين فى اسبرجللس نيديولانز • ويحاجى لى فى أنه من الممكن المساواة بين حجم الهدف الاشعاعى (المبنى على مقاييس وقف النشاط) وبين حجم الجين وأنه يقع بين ٠٫٠٠٣ الى ٠٫٠٠٠٥ مللى ميكرون مكعب (أى كرة قطرها من ٢٠ الى ٦٠ أنجستروما) بينما أن تقدير دلبروك يدل على أن حجم الجين يقرب مقداره من حجم ١٠٠٠ ذرة • وتفترض هذه الحسابات أن أى تغيير داخل هذا الحجم يؤدى الى الطفور ولكن حيث أن ظروفا غير الاشعاع المستعمل يمكن أن تغير معدل الطفور فان حجم الجين لابد أن يتذبذب تبعا لذلك • ولهذا فان طريقة الهدف فى حساب حجم الجين موضع للشك (مولر ١٩٥٤ ا) •

واذا فرض أن الحد الأعلى لطول الجين هو من درجة آلاف أو مئات أو حتى عشرات الأنجسترومات فانه يجب ، على أساس جزىء DNA أن يشمل عديدا من النويتيدات داخل حدوده ، بالاضافة الى أنواع أخرى من الجزيئات التى قد تدخل فى تركيبه • ومعلوماتنا الكيميائية الحاضرة عن الكروموسوم متقطعة الى درجة لا تسمح باسناد أى معنى دقيق لما تتضمنه المناقشة السابقة من استنتاجات • وبالتأكيد لابد وأن المعلومات الوراثية قد وصلت الى حد كاف من الغموض والتضارب ادى بجولدشمدت (١٩٤٦ ، ١٩٥١) الى أن يقترح أن الجين ، كتركيب بنائى حبيبى ، ليس له وجود • وطبقا لنظريته فان الطفرات ، بكل بساطة ، لاتخرج عن أنها اعادة تنظيم لأجزاء الكروموسوم خارج الحدود المجهرية وكذلك على مستوى الرؤية المجهرية • وأن العلاقات الموضعية داخل الكروموسوم ، على اعتبار أن الكروموسوم كل وظيفى متصل هى التى تعين الامكانيات الوراثية للكروماتين • وترتكز آراء جولدشمدت الى حد كبير على امتداد لبيانات تأثير الموضع التى سنصفها فيما بعد فى هذا

الباب • ولكن دفاعا عن « الجين العامل » يجب أن نؤكد أن الرأى عنه بكل بساطة يفترض أن الكروموسوم يتميز طوليا الى وحدات ذات طاقات وظيفية مختلفة تتباين تبعا لها الامكانيات المظهرية • وقد بين العبور بوفاء أن هذا صحيح (سترتفانت ١٩٥١ أ) ، ولهذا فان الجين ، ككيان حبيبى ، غير واضح الحدود والى أن يعرف الكثير عن طبيعته الفيزيائية ـ الكيميائية ، لا يمكن بحثه الا من الناحية الوظيفية دون اجهـاد للأدلة الوراثيـة السـيتولوجيـة الموجودة •

ثبـات الجـــين

سبقت الاشارة الى أن الكروموسوم رغم طبيعته الديناميكية كيان فائق الثبات يظهـر فى صـــورة غير متغـيرة كل جيل خلوى تلو الآخر • ويمكن عمل مقياس لهذا الثبات على أساس كروموسومى من دراسة قام بها جايلز (١٩٤٠ ، ١٩٤١) فى الترادسكانتيا • ولما كان معدل التغيرات التلقائية المرئية فى خلايا الأطراف الجذرية يتراوح بين ٢٧ر٠ الى ٤٨ر٠ فى المائة للخلية الواحدة فى الترادسكانتيا ، فانه يمكن القول بأن كروموسوما واحدا من كل ٥٠٠٠ كروموسوم يجرى به انفصام فى كل جيل خلوى • وهذا بالطبع يفترض أن جميع الكروموسومات فى خلايا الأطراف الجذرية تتساوى فى عدم ثباتها وهذا مازال يحتاج الى اثبات •

أما فى الأبواغ الصغيرة ، فقد وجد أن عدد الكروموسومات فى النواة أو على الأقل فى الخلية الأمية السابقة لحبوب اللقاح يحدد ، جزئيـا درجة الثبات • وهكذا كان معدل الكروموسومات المفصومة فى الأبواغ الصغيرة الأحادية المجموعة ١ فى كل ١٧٠٠ ، وفى الأبواغ الصغيرة الثنائية المجموعة الناتجة من خلايا أمية رباعية المجموعة فى كل ١٠٠٠ ، أما فى الأبـواغ الناتجة من خلايا أمية ثلاثية فكانت ١ فى كل ٧٠ • ولهذا فان التهجين وتعدد المجموعات يقللان من الثبات • وقد بين نيكولز (١٩٤١) زيادة على ذلك أن زيادة العمر تزيد من عدم الثبات فى كروموسومات بذور البصل وأن درجة الزيادة تحت سيطرة التركيب العاملى •

ومن الممكن على نحو مماثل دراسة ثبات الجين ويمكن اجراء هـــذا

والتعبير عنه بنصف حياة الجين ، أى الوقت الذى يمضى لكى يسمح لجين معين باحتمال للطفور قدره ٥٠ فى المائة أو بتعبير معكوس الوقت الذى نتوقع أن يطفر فيه ٥٠٪ من الجينات • ويمكن أيضا حساب معدلات الطفور بالنسبة للخلية أو للجيل الواحد للكائن • وقد قام مولر (١٩٥٠ أ) بحساب نصف عمر الجين فى الدروسوفلا وأنه فى المتوسط ، من ١٠^٣ الى ١٠^٤ من السنين بينما هو فى الانسان ١٠^٦ من السنين تقريبا • ويمكن أن يعزى الفرق الى قصر وقت الجيل فى الدروسوفلا • وفى الدروسوفلا فيريليس تتغير مجموعة من الجينات الطفورة بمعدل ٣ ـ ١٤٪ فى الجيل الواحد (ديمرك ١٩٤١) •

وربما نكون أكثر فهما للفروق اذا اعتبرناها على أساس الخلية أو الجاميطة • ففى الذرة ، يطفر الجين R بمعدل ٤٩٢ ، والجين I بمعدل ١٠٦ ، والجين S بمعدل واحـد ، فى كل ١٠^٦ من الجاميطات ، والجين Wx لم يطفر بتاتا فى ١٫٥ × ١٠^٦ من الجاميطات (ستادلر ١٩٤٢) • وفى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يتوقف معدل الطفرات المميتة المرتبطة بالجنس على السلالة المختبرة ، فكان المعدل فى سلالة فلوريدا ١٫٠٩٪ ونزل الى ٠٫٠٧٪ فى سلالة أوريجون K (بلاو ١٩٤١) • غير أن هذه المعدلات تكون مضللة جدا لو أنها اعتبرت للمعدل العام للطفور ، حيث انها محسوبة على أساس الطفرات التى يمكن اكتشافها بسهولة • ويعرف من دراسات الدروسوفلا أن معدل الطفرات المرئية ، بالمقارنة مع معدل الطفرات المميتة المرتبطة بالجنس ، أقل بحوالى من خمس الى عشر مرات • وأن الطفرات السائدة المميتة أقل من ذلك قليلا • وأن الطفرات الضارة (الطفرات غير المرئية والتى تؤثر عـلى الحيوية) أكثر بحوالى خمس مرات • وقد قدر مولر (١٩٥٠) ، على أساس أن عدد الجينات الموجودة بالدروسوفلا هو من ٥٠٠٠ الى ١٠٠٠٠ جين ، أن جاميطة من كل ٢٠ تحتوى على طفرة جديدة وهو رقم عال يثير الدهشة • وفى الانسان قد تحتوى جاميطة من كل عشر جاميطات على طفرة جديدة • وبتقييم جميع الدراسات الجينية يقدر متوسط معدل الطفور للجين على أنه واحد فى كل ١٠^٦ للخلية فى الجيل فى الكائنات الراقية •

ويمكن تقييم ثبات الجينات على أساس معدلات الطفور التلقائى بدقة أكبر فى الكائنات الدقيقة ، وذلك بسبب الأعداد الكبيرة من الخلايا التى يمكن استخدامها • والطريقة المعتادة هى زرع سلالة ذات نقص اغتذائى

يحكمه جين فى أطباق بها بيئة لا تساعد على النمو ، مع تحديد معدل الطفور من عدد الخلايا التى تطفر الى حالة استقلال الاغتذاء ٠ وتتضمن هـذه الطريقة بعض الاحتمالات للخطأ حيث انه ليس من الضرورى أن تكون جميع الارتدادات نتيجة لطفور الجين موضع الاختبار فمثلا قد تكون هذه الحالات نتيجة طفرات لجين كابت فى موقع آخر يسمح باستقلال الاغتذاء (جايلز ١٩٥١ ، جايلز ودى سريز وبارتريدج ١٩٥٥) ٠

ومع ذلك فان النتائج (جدولى ١٢ ــ ١ و ١٢ ــ ٢) تسمح بمقارنة جينات مختلفة وكذلك بمقارنة أليلات مختلفة لموقع واحد نتج كل منها مستقلا عن الآخر ٠ وتعطى طوافر عوز الاينوسيتول فى النيوروسبورا معـدلات متباينة للطفور التلقائى ، كما أن استجاباتها لجرعة مطفرة من أشعة ما فوق البنفسجى كانت مختلفة ، فلم يعط الطافر رقم ٤٦٨٠٢ ارتدادات تلقائية أو مستحدثة وذلك مع استبعاد وجود تغيرات كروموسومية نتيجة لمواصلت العبور ٠ أما طوافر اشيريشيا كولاى (جدول ١٢ ــ ٢) فهى عالية الثبات غير أن الطفور فى كل سلالة مميز عن الباقين وعند اختبار عدد من الطوافر المختلفة للارتداد عن طريق عوامل مطفرة (جدول ١٢ ــ ٣) ، اتضح أنها لا تختلف فقط فيما بينها بل ان استجاباتها للعوامل المطفرة المختلفة لا يتبع طابعا ثابتا ٠ فكل طفرة لها استجاباتها الخاصة المميزة لها تحت أية مجموعة معينة من الظروف ، يتجاوب كل منها على نحو مختلف عن الآخر ٠ ومن ما فى الخلية وهو الذى تستجيب له الجينات بالطفول ٠ وأن الجينات المختلفة تتجاوب بطرق مختلفة للاضطرابات الخلوية التى تحدثها المطفرات ٠ والتغيرات الخلوية قد تكون تلقائية كما قد تكون مستحدثة وبذلك يمكن تفسير المعدلات التلقائية للطفور ٠

ولا تنبئنا البيانات المدرجة بعاليه سوى أن الجينات ، تحت أىمجموعة معينة من الظروف ، يتجاوب كل منها على نحو مختلف عن الآخر ٠ ومن الصعب تفسير سبب ذلك ٠ وقد نوقش هذا الموضوع من الوجهة الديناميكية الحرارية للتغير الكيميائى (ماكلروى وسوانسون ١٩٥١ ، بلوم ١٩٥٥) ، ولكن الى أن يعرف التركيب البنائى للجين فان كل تعليقات تفسيريةلاتزيد على أنها تكهنات ٠

غير أنه مما يسترعى الاهتمام أن نلاحظ أن الطوافر r العـديدة

جـدول ١٢ ـ ١

معدل الارتدادات التلقائية والمستحدثة بأشعة ما فوق البنفسجى لطوافر عوز الاينوسيتول فى نيوروسبوراكراسا (عن جايلز ١٩٥١) .

رقم الطافر	الارتدادات فى كل ٦١٠ من الكونيديات الحية	
	تلقائية	مستحدثة بأشعة UV
٣٧٤٠١	٠ر٠١٣	٠ر١٠
٣٧١٠٢	٠ر٠	٧ر٣
٦٤٠٠١	٠ر١٠	٩ر٠
٤٦٣١٦	٠ر٠٢٥	٣ر٠
٨٩٦٠١	٠ر٠	١ر٠
٤٦٨٠٢	٠ر٠	٠ر٠

جـدول ١٢ ـ ٢

معدل الارتداد التلقائى فى تجارب مختلفة لاربعة طوافر الحتلائية فى اشيريشيا كولاى (عن ديمرك ١٩٥٥) .

التجربة	الطوافر فى كل ٩١٠			
	Ieu - 1	ar - 2	Ieu - 6	try - 6
١	٠ر٠٨	٠ر٣٤	٠ر٨٣	٤ر٥٠
٢	٠ر١٢	٠ر٢٠	١ر٥٩	٧ر٣٥
٣	٠ر٠٥	٠ر٣٤	١ر٥٢	٧ر٠٠
٤	٠ر٠٨	٠ر٤٠	١ر٧٤	٧ر٥٢
٥	٠ر٠٤	٠ر٢٢	١ر٠٩	٤ر٦٦
٦	٠ر٠٨	٠ر٥٠	٢ر١٧	٤ر١٢
٧	٠ر٠٦	٠ر٤٤	١ر٦٧	٥ر٣٠
٨	٠ر٠٦	٠ر٥٣	١ر٥٣	٤ر٤٥
٩	٠ر٠٦	ــــ	٠ر٦٨	٥ر٦١
المتوسط	٠ر٠٧	٠ر٣٧	١ر٤٢	٥ر٦١

جـــدول ١٢ ـ ٣

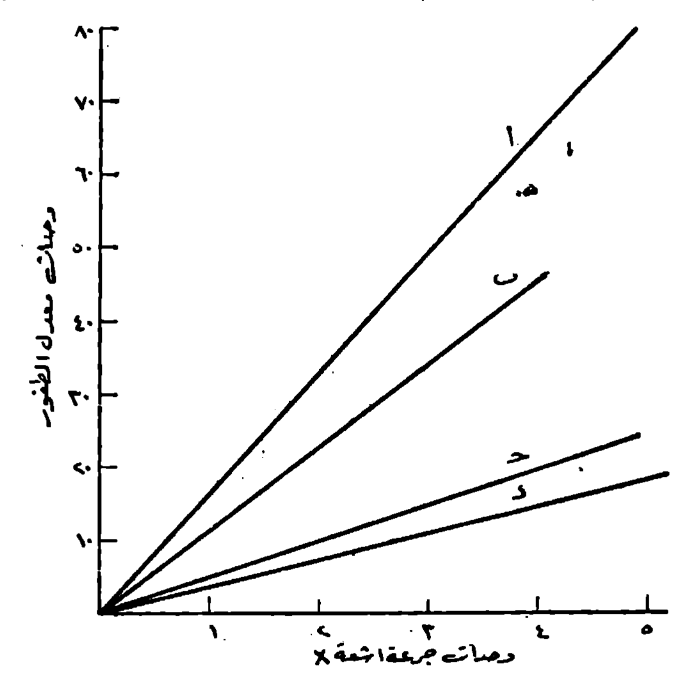
معدل الارتداد لتسعة طوافر اغتذائية فى اشيريشيا كولاى مرتبـة تصاعديا للطفور عند تعريضها لكل من كلورور المانجنوز واشعة ما فوق البنفسجي واشعة -X (ديمرك ١٩٥٥) ٠

كلورور المانجنوز		اشعة ما فوق البنفسجي		اشعة ـ X	
الجين	طفرات/٨١٠	الجين	طفرات/٨١٠	الجين	طفرات/٨١٠
phe - 1	١١	hi - 1	٢٢	leu - 2	١٢
leu - 2	٢٤	phe - 1	١٠٠	hi - 1	٣٤
ar - 3	٦٣	ar - 2	٤٤٠	ar - 2	٥٤
hi - 1	١٢١	leu - 2	١٢٠٠	try - 3	١١٣
try - 2	٤٤٨	try - 3	١٨٠٠	ar - 3	٤٦٨
leu - 3	١٠٥٠	try - 5	٣١١٠	try - 2	١١٦٠
ar - 2	١٧٢٠	ar - 3	٤٦٠٠	lou - 3	١٣٨٠
try - 3	١٠٢٠٠	leu - 3	٦٣٠٠	try - 5	١٥٦٣
try - 5	١٤٠٠٠	try - 2	١٠٧٠٠	phe - 1	٢٤٦٠

فى البكتريوفاج (بنزر ١٩٥٥) غير أليلية من حيث أنـه يمكـن حدوث اتحادات جديدة فيما بينها ، مما يدل على أن الموقع الواحد يصح أن يحتوى على مراكز عديدة يمكن أن تحدث طفرة بها ، والمفروض أن لكل منها معدله الخاص به للتغير التلقائى وللتغير المستحدث ٠ والمثل الوحيد فى الكائنات الراقية لمثل هذا العدد الهائل من الاليلات فى مواقع المفروض أنها مفردة ،هى عوامل العقم الذاتى المعروف وجودها فى كائنات كالنيكوتيانا والترادسكانتيا والبرسيم والاونوثيرا ٠ وقد وجد فى صنف واحد من البرسيم ما يقرب من ٢٠٠ أليل مختلف (بيتمان ١٩٤٩) ، وقد يكون العدد أكبر من ذلك بكثير ٠ وبالتأكيد لابد وأن تكون مثل هذه المواقع مركبة ولكنها تشير كذلك الى أن تغيرات كيميائية صغيرة هى أساس عملية الطفور ٠

وطبعا يمكن أن يتأثر ثبات الجين بالاشعاعات والمواد الكيميائيةالمختلفة كما يتبين من جدول ١٢ ـ ٣ ٠ والأعداد الهائلة من البحوث التى أجريت فى هذا الميدان والتى قام باستعراضها حديثاً مولر (١٩٥٤ ا ، ب) وراسل (١٩٥٤) ولى (١٩٥٥) وسوانسون وستادلر (١٩٥٥) وتسلا وهولاندر

(١٩٥٥) وغيرهم ، لايمكن هنا الا أن نلمسها باختصار • وفيما يتعلق بالاشعاعات المؤينة يتغير معدل الطفور طولياً مع مقدار الجرعة (شكل ١٢ ــ ٥) مع فروق كمية بسيطة وجدت فى حالة الاشعاعات التى تختلف فى كثافة التأين • وحيثما وجدت انحرافات عن العلاقة الطولية ، كماهى الحال فى الطفرات المميتة المرتبطة بالجنس الناتجة فى ذكور الدروسوفلا ميلانوجاستر المشععة من ٧ الى ٩ أيام قبيل الاختبار (مولر وهرسكوويتز وابراهامسون واوستر ١٩٥٤) أمكن تفسير الفروق عادة على أساس وجود نوع من عمليات الاختيار • ونتيجة لذلك فسرت العلاقة الطولية بأنها تدل على أن كل طفرة قد نشأت عن اصابة مفردة أى مرور مسار تأين مفرد خلال جزء حساس من الكروموسوم • أما عن الطفرات ، ومعظمها لم يحلل

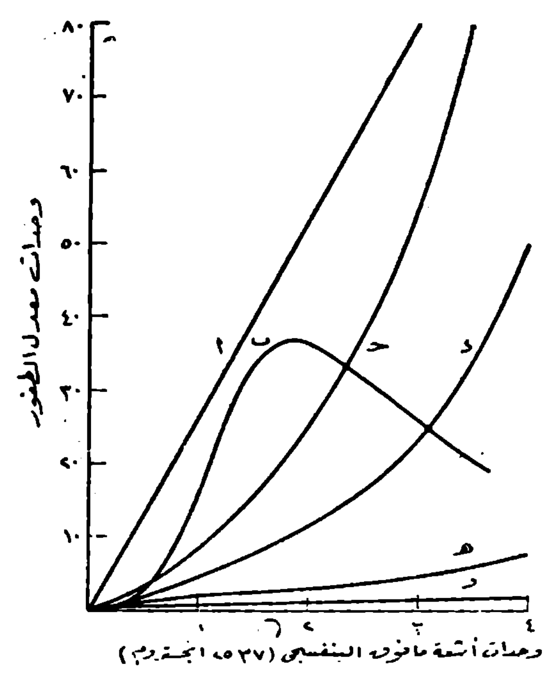


شكل ١٢ ــ ٥ : علاقة معدل الطفور بجرعة اشعة -X (أ) طوافر مورفولوجية فى الفطر اسبرجللس تريوس • المعدل بالنسبة المئوية للطوافر بين الأحياء ، وحدة الجرعة ٣٤٠٠٠ رونتجن (سوانسون وهولاندر وكاوفمان ١٩٤٨) • (ب) و (جـ) الطفور الارتدادى فى سلالتين لعوز الاينوسيتول (ب) سلالة رقم ٣٧٤٠١ جـ ، سلالة رقم ٨٩٦٠١) فى نيوروسبورا كراسا • المعدل بعدد الطفرات فى كل ١٠^٦ من الاحياء ، ووحدة الجرعة ١٠٠٠٠ رونتجن (جايلز ١٩٥١) (د) الطفرات المرتبطة بالجنس فى الدروسوفلا ميلانوجاستر على درجة ٢٧° مئوية المعدل بالنسبة المئوية للطفرات فى النسل من ذكور مشععة ، وحدة الجرعة ١٠٠٠ رونتجن •

من حيث نشأتها ، فانها تتألف من خليط من الطرز الناتجة من تغيرات خارج الجين وأخرى داخل الجين ، وهى لذلك لا تعطينا الا قليلا من المعلومات التى تتصل مباشرة بتأثير الاشعاع على الثبات الجينى • ويناقش مولر (١٩٥٤ ، ا) بقوة مؤيدا الفكرة القائلة بأن الاشعاعات تغير بوضوح الثبات الجينى الداخلى ، فى حين يأخذ ستادلر بوجهة النظر المعارضة بعدم وجود دليل قاطع يشير الى تعديل تجريبى لمعدلات الطفور ، بالمعنى الضيق للطفرة على أنها تغير داخلى فى الجين •

ويتبع معدل الطفور فى حالة أشعة ما فوق البنفسجى (يستعمل عموما لهذا الغرض طول الموجة ٢٥٣٧ أنجستروما) ، علاقة تنحرف بصفة عامة كثيرا عن العلاقة الطولية (شكل ١٢ ــ ٦) ، ويشير الصعود الأسى للمنحنى عند الجرعات المنخفضة والتى تختلف قوته باختلاف الكائن ، والطفرة موضع البحث ، والمعاملات المختلفة المصاحبة (تسلا وهولاندر ١٩٥٥ ، بومبرو آتوود ١٩٥٥) ، الى أنه يجب أن تمتص عدة فوتونات من أشعة ما فوق البنفسجى داخل أحد المراكز الحساسة لكى تحدث طفرة • ومن الصعب تفسير هبوط المنحنى عند الجرعات المرتفعة ، حيث أنها قد تعنى وجود عدم تجانس بين خلايا متباينة الحساسية اما فى قدرتها على الحياة أو فى الطفور • وربما تكون الخلايا التى حدث بها طفور عند الجرعات المنخفضة أقل قدرة من الخلايا التى لم تطفر على تحمل تعريض اضافى ، وهكذا ينخفض معدل الطفور بشدة بين الخلايا الباقية على الحياة • وقد بين ماركرت (١٩٥٣) أن اختلاف الصبغة فى الخـلايا قد يخـدم فى حجب الاشعاعات المؤثرة ويمكـن أن يعطى نفس النتائج • كما أنه عند استعمال أشعة ما فوق البنفسجى على الكائنات الراقية فان مشاكل النفاذ وتباين الامتصاص تظهران على النحو الذى يجعل المعنى الكمى للنتائج مشكوكا فيه (سوانسون وستادلر ١٩٥٥) •

ويمكن أن تؤثر أيضا أنواع شتى من المواد الكيميائية على الثبات الجينى (اورباخ ١٩٥١ ، ديمرك وهانسون ١٩٥١ ،جنسن وكيرك وكولمارك ووسترجارد ١٩٥١) • والكيماويات الفعالة من أنواع متباينة ، ولا توجد أية اشـارة فى تركيبها أو فى طريقة ودرجة تفاعلها ، تدل على السبب فى أن تكون هـذه الكيماويات بالذات مطفرة فى الوقت الذى تكون فيه غيرها غير مطفر • وتشمل هذه المواد الفعالة مركبات متنوعة كاليوريثان والفينول وغاز الخردل وفوق أكاسيد من أنواع مختلفة وكلورور المانجانوز • ولم يتحقق للآن الامل المعقود



شكل ١٢ ـ ٦ : علاقة معدل الطفور بجرعة أشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٣٧ أنجستروما) (أ) معدل الطفور من الحساسية للاستربتوميسين الى مقاومته فى السلالة- B/SP فى اشريشيا كولاى • المعدل مقدر بعدد الطوافر ، فى كل ٢٥ر٠ × ١١١٠ من الأحياء • وحدة الجرعة ١٠٠٠ أرج / مم٢ (دمرك ١٩٥١) • (ب) معدل الطفرات المورفولوجية فى الفطر ، اسبرجللس تريوس • المعدل مقدر بالنسبة المئوية للطوافر من بين الأحياء • وحدة الجرعة ٣٩٠ ارج/مم٢ (سوانسون١٩٥٢) (جـ) الى (و) معدلات الطفور الارتدادى فى أربع سلالات لعوز الانيوسيتول (جـ ، رقم ٢٧٤٠١ د ، رقم ٣٧١٠٢ ، هـ ، رقم ٦٤٠٠١ ، و ، رقم ٨٩٦٠١) فى نيوروسبورا كراسا • المعدل مقدر بعدد الطفرات فى كل ٦١٠ من الأحياء • وحدة الجرعة ٥٠٠ أرج/مم٢ •

على أن مادة كيميائية معينة تحدث طفرة وراثية معينة • وكما يمكن تصوره فان النواحى الكمية لعمليات الطفـور الكيميائى ، فيما يتصـل بالفترات والتركيزات ودرجات الحرارة ، ليست معروفة جيدا بالدرجة التى تعرف بها هذه النواحى فيما يختص بالاشعاعات • ومع ذلك فان جدول ١٢ ــ ٤ يعطى بعض الدلائل عن الكيفية التى تؤثـر بها هذه العـوامل الثلاثة على احداث الطفرات المورفولوجية فى الفطر اسبرجللس تيريوس باسـتخدام الخـردل النيتروجينى ، وواضح أن معدل الطفور يرتفع بارتفاع درجة الحرارة وأمـا العلاقة مع فترة التعريض والتركيز فليست فى مثل هذا الوضوح •

ونقطة أخيرة سنبحثها فيما يتعلق بالطفرات المستحدثة ، وهى أن الطفرات المستحدثة لا تظهر جميعها مباشرة فالبعض قد يتأخر ظهوره ، وقد يشمل

جـــدول ١٢ ـ ٤

تأثير الخردل النيتروجينى (ثنائى بيتا كلوروايثيل) (أمين ـ يد كل) على معـدل الطفـرات المورفولوجيـة فى اسبرجللس تيريوس عنـد تبـاين تركيزات المطفـر وفترة التعريض ودرجة الحرارة حوالى ٣٠٠ معـزول لكل معاملة .

فترة التعريض بالساعة	التركيز فى المائة	معدل الطفور فى المائة بين المتبقين على الحياة			
		١٣°م	٢٢°م	٤٠°م	٥٠°م
١		٤٣ر٠	٤٦ر٠	٩٠ر٢	٧٣ر١٦
٢		٠٠ر٠	٠٢ر٢	٥٢ر٨	٢٢ر١٨
٣	١ر٠	٥٢ر٠	٥١ر٣	٣٣ر٨	٣٨ر٢٣
٦		ـــ	ـــ	ـــ	٤٠ر٢٨
١		٣٤ر١	٨٧ر٢	٦٩ر٩	٧٤ر٨
٢		٤٨ر٢	٢٣ر٤	٠٩ر٩	٩٠ر١٨
٣	٠١ر٠	٤٩ر٢	٨١ر٤	١٨ر١٢	٨٢ر١٦
٦		ـــ	ـــ	ـــ	٤١ر١١
١		٣٢	٧٨ر٥	١٨ر١٨	٦٠ر١٧
٢		١٣ر٢	٥١ر٣	٦٠ر١٤	٧١ر٢٢
٣	٠٠١ر٠	٤٤ر١	٣٥ر٤	٠٤ر٧	٠٨ر٢١
٦		ـــ	ـــ	ـــ	٩١ر٢١

التأخير عددا قليلا أو كثيرا من الأجيال الخلوية . ويمكن بيان هذا عمليا فى أحسن صورة فى حالة الكائنات الدقيقة (ديمرك ١٩٤٦ ، ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) . ولكن كان أول ما تبين بوضوح فى الدروسوفلا عقب التعريض لغاز الخردل (اورباخ ١٩٥١) . وقد فسرت هذه النتائج بأنها دليل على أن الجين بعد تعرضه لعامل مطفر يمكن أن يوجد على حالة غير مستقرة أو منشطة ، وأنه لابد من وقوع حدث آخر اما ليرجعه الى حالته الطبيعية واما لينقله الى حالة

طافرة مميزة • وقد بحث ماكلروى وسوانسون (١٩٥١) هذا الموضوع ، ويوافق عملهما ما وجد من نتائج مماثلة فيما يتعلق بالتغيرات الكروموسومية عقب التعريض لأشعة ما تحت الأحمر وأشعة X- (سوانسون وبوست ١٩٥١) • غير أنه لا يعرف شيء عن طبيعة الحالات غير المستقرة سواء الجينية أو الكروموسومية •

الطفرات الجينية والتغيرات الكروموسومية

ويبرز التوازى الموجود بين الثبات الكروموسومى والثبات الجينى ، كما ينعكس من معدلات الانفصام ومعدلات الطفور ، مشكلة وجود أو عدم وجود علاقة سببية بين الطفرات والتغيرات ، حيث أن هذه العلاقة تظهربوضوح فى كثير من الحالات • ولكن الشك وعدم اليقين يسودان فى حالات أخرى •

وكما أشرنا سابقا ، اتخذ جولدشمدت الموقف الايجابى فى أن الطفرات هى تنظيمات جديدة للكروماتين وأنها تحدث دائما عن طريق الانفصام • ومن ناحية أخرى أعتبر معظم باحثى الوراثة أن الطفرة الموقعية ، والتى تعرف على أنها تغير داخلى فى الجزىء فى الجين دون أى تنظيم جديد فى الكروماتين هى قسم حقيقى من التغيرات الوراثية • غير أن الكثيرين قد أكدوا أن الطفرات الموقعية تؤلف الحصيلة الباقية من التغيرات الوراثية التى لا يمكن فيها اكتشاف تغيرات مرئية فى الكروموسوم (ستادلر ١٩٥٤) • وهنا تفرض قوة اظهار المجهر حدا عرفيا بين الطفرات الموقعية من ناحية والطفرات الكروموسومية من ناحية أخرى ، وذلك رغم أن التغيرات فى طوابع الارتباط والعبور تهيىء وسائل اضافية للتمييز بين المجموعتين • ولكن ، كما يشير ستادلر ، فانه لا يمكن لاى اختبار أن يميز بطريقة مؤكدة تغيرا داخليا فى الجزىء فى الجين • ومن أقوى الأدلة على وقوع الطفرات الموقعية قابليتها للارتداد • والحجة فى ذلك أنه من غير المحتمل امكان اعادة غرس ما يلقى به خارج الكروموسوم ، فى صورة أجزاء كروماتينية دقيقة تحت مجهرية ، بنفس الحال عند ارتداد الطفرة الى الحالة العادية • ولكن ، حتى وجهة النظر هذه تفقد معناها اذا اعتبرنا التعبير الجينى ظاهرة متغيرة (ماكلنتوك ١٩٥١ ، ١٩٥٣) •

وفيما يلى سنجرى موازاة بين استحداث الطفرات واستحداث التغيرات

الكروموسومية مع ذكر الفروق التى لوحظت • وقائمة الحالات المقدمة ليست كاملة بأية حال • والغرض من عمل الموازاة هو مجرد بيان تعقيد الموضوع وليس المقصود تقديم وجهة نظر معينة أو تقديم اقتراح بأن الطفرات تعـزى الى نظام خاص عامل واحد فى الخلية •

الحــرارة

وقد وجد عامل مقداره خمسة لكل زيادة عشر درجات فى الحرارة أى ك ١٠ = ٥ للطفرات المرتبطة بالجنس فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (بـلاو ١٩٤١) • وهذا يدل على أن الطفور ليس تغيرا كيميائيا بسيطا يتبع قانون فانتهوف • ومن المعقول أن نفرض أن المادة الوراثية فى الخلية يتوافر لهـا الوقاية ضد أى تفاعل كيميائى يمكن أن يجرى فى محلول مائى بسهولة أكثر ، وأن الطفرات تتضمن تفاعلات أشد تعقيدا وربما يتخللهـا توسـط مطفرات خلوية ، وأنها ليست نتيجه تأثير قوى حركية كيميائية بسيطة • وقد بين بلاو ، مستعملا كلا من الحـرارتين المرتفعة والمنخفضة على اليرقات عنـد الوقت المفروض أن يجرى فيه العبور ، أن الهزات الحرارية تحدث أيضا زيادة فى معدل الطفرات المميتة المرتبطة بالجنس ، غير أن الانتقالات قد فشلت فى اظهار زيادات مماثلة • كما بين ساكس (١٩٣٧) فى الترادسكانتيا أن درجات الحرارة المرتفعة تحدث تغيرات كروموسومية على نفس النحو الذى يحدث فى حالة أشعة -X •

تقـدم العمـر

أظهرت البذور وحبوب اللقاح التى تركت لتعمر بعض الزمن معدلات أعلى للطفور عن المعدلات التى توجد فى المواد المماثلة لها فى التركيب الوراثى والتى لم تعمر (كارتلدج وبليكزلى ١٩٣٤) وهى مشاهدة تتفق وتوازى الدراسات التى أجريت على التغيرات الكروموسومية (نيكولز ١٩٤٢) •

اشـعة ما فـوق البنفسجى

وتظهر كل من معـــدلات الطفوروالتغيرات اعتمادا وارتباطا مماثلا مـع طول الموجة (سوانسون وستادلر ١٩٥٥ ، كيربى ـ سميث وكريج ١٩٥٥)•

ولكن بينما تظهر التغيرات علاقة مستقيمة بالجرعة (سوانسون ١٩٤٣ ج) تظهر الطفرات باستمرار علاقة غير مستقيمة بالنسبة لها (هولاندر وايمونز ١٩٤١ ، بومبر وآتوود ١٩٥٥) ٠

أشعة ـ X

تظهر كثير من أنواع الطفرات ، وفى مجموعة واسعة من متنوع الكائنات، علاقة مستقيمة لمعدلاتها بالجرعة ومستقلة عن كثافة الاشعاع (مولر ١٩٥٤) ـ وحيثما وجد حيود عن علاقة الخط المستقيم (مولر وهرسكوويتز وأبراهامسون وأوستر ١٩٥٤) يتضح وجود نظام انتفائى يكون مسئولا عن الانحراف ٠ والمعتقد أن علاقة الانفصامات بالجرعة مستقيمة ومستقلة عن كثافة الاشعاع ، ولكن التغيرات تظهر حيودا عن الخط المستقيم على أساس طبيعتها من حيث انها من طراز الاصابة الواحدة أو الاصابتين ، أى ان الاقتضابات الكروماتيدية البسيطة تظهر علاقة مستقيمة لكونها من احداث الاصابة الواحدة بينما لا تظهر الانتقالات ، وهى نتيجة انفصامين ، هذه العلاقة (لى ١٩٥٥ ، كاوفمان ١٩٥٤ ، جايلز ١٩٥٤) ٠ ويبدو أن معدلات الطفور مستقلة عن كثافة التأين الناتج من الاشعاع فيما بين أشعة -X وأشعة جاما (مولر ١٩٤٠ ، ١٩٥٤) ولكن التغيرات ، بكل وضوح ، ليست مستقلة عنها (كيربى ـ سميث ودانيالز ١٩٥٣ ، سوانسون ١٩٥٥) ٠

النيوترونات

الطفرات والتغيرات كلتاهما مستقيمة العلاقة بالجرعة (جايلز ١٩٤٠ ب ، ١٩٤٣) ولكن الكفاءة البيولوجية النسبية للنيوترونات بمقارنتها مع أشعة -X، محسوبة على اساس مكافىء رونتجن الفيزيائى ، يظهر أنها تختلف للطفرات عنها للتغيرات ٠ وعلى الرغم من أن الأوجه الكمية للموضوع لا تزال تعلوها بعض السحب بسبب الصعوبات الناشئة من طبيعة النيوترونات عند قياس جرعاتها ٠ ويظهر أن للنيوترونات كفاءة نسبية أكبر من التى لأشعة -X فى انتاج التغيرات (كونجر ١٩٥٤ أ ، ب كونجر وجايلز ١٩٥٠ لويس ١٩٥٤ ، كيربى ـ سميث وسوانسون ١٩٥٤) ، وفى انتاج الطفرات (ميكى ١٩٥٤ ، مولر ١٩٥٤ أ ، بيكر و فون هالا ١٩٥٤ ، أتوود و موكاى ١٩٥٤) ولكن حيث أن هذه الطفرات ، فى معظم الحالات ، تبقى دون تحليل من حيث تركيبها ، فان الشك لابد وأن يشوب معنوية هذه الفروق المشاهدة ٠

الاشعاعات المجتمعـة

فى حالة اجتماع المعاملة بأشعة X- مع أشعة ماتحت الأحمر الدنياتتحقق بسهولة زيادة فى معدل التغيرات (كاوفمان وهولاندر وجاى ١٩٤٦ ، كاوفمان ١٩٥٤ . سوانسون ١٩٤٩ ، يوست ١٩٥١) • غير أن معدل الطفـــــرات المرتبطة بالجنس والمميتات الزائدة لا تزيد فى الدروسوفلا ميلانوجاســتر . بينما تزيد معدلات الطفرات المورفولوجية فىالاسبرجللس تيريوس (سوانسون وكاوفمان وهولاندر ١٩٤٩) • ونحصل على انخفاض فى معدلات التغيرات عند اجتماع المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٣٧ أنجستروما) مع أشعة X- (سوانسون ١٩٤٤ . كاوفمان وهولاندر ١٩٤٦) • أما للطفرات فقد أبلغ عن حالات للزيادة (سوانسون ١٩٥٢) وحالات للنقصان (نيوكومب وماك كريجور ١٩٥٤) • وتدل تأثيرات الأكسجين والكيماويات المختلفة عند اجتماعها مع أشعة X- على أن الأنظمة المؤكسدة تحكم . جزئيا . انتـــاج كل من التغيرات والطفرات دون انتقاء واضح بينهما •

المـواد الكيمـاوية

بالرغم من وجود درجة كبيرة من النوعية تدخل فى فاعلية وتأثـــير أية مادة كيميائية على نوع معين . فان المطفرات الكيميائية . بصفة عامة . التى تحدث تغيرات كروموسومية تحدث أيضا طفرات • الا أن أشعة X- تحدث تغيرات أكثر بكثير مما ينتجه الخردل والداى ابوكســيد ومركبـات الترياذين وذلك عند استعمال الطفرات المميتــة المرتبطـة بالجنس أساســا للمقارنة (أورباخ ١٩٥١ . فهمى وبيرد ١٩٥٣) • ويشير التأثير المميت الضئيل جــدا لكلورور المنجانوز ($Mn\ Cl_2$) بالمقارنة مع كفـاءته كمطفر فى اشيريشيا كولاى الى أنه قد لا يحدث شيئا من التغيرات أو قليلا منها (ديمرك وهانسن ١٩٥١ ، ديمرك ١٩٥٥) •

المحـورات الجينيـه

يتسبب جين « اللزوجة » فى الذرة فى زيادة كل من التغيـــرات والطفرات (بيدل ١٩٣٢) • وهذا صحيح أيضا ولكن على وجـه مختلـف نوعـا للمـركب Ac-Ds فى الذرة أيضـا (ماكلنتــوك ١٩٥١ . ١٩٥٣)

وفى الحقيقة ، تعرف سلسلة متدرجة من أنظمة Ac - Ds يعطى بعضها زيادة فى معدل الطفور ويؤثر قليلا فى معدل التغيرات بينما البعض الآخر يؤثر على كليهما • وهناك محورات نوعية مثل الموقع Dt فى الذرة الذى يزيد من معدل طفور الموقع a_1 (رودز ١٩٤١ ا) ليس له تأثير على معدل التغيرات •

ورغم جزئية الحصر السابق فانه يدل على أن معظم العوامل التى تزيد من معدل التغيرات أيضاً ترفع من معدل الطفرات • غير أنه مع ذلك يظل باقيا دون تفسير ما يكفى للاشارة الى أن كثيرا من الطفرات لا يرتبط بالضرورة مع التغيرات الكروموسومية ولربما تكون من نوع داخلى فى الجين •

فالطفرات المميتة المرتبطة بالجنس ، مثلا ، غير متجانسة الأصل ، حتى فى حالة الحصول عليها تلقائيا • فالبعض يرتبط بتنظيمات جـديدة مرئية والبعض الآخر ليس كذلك (مولر ١٩٥٤) • وتظهر ، كالطفـــرات المرئية ، علاقة مستقيمة مع الجرعة ومستقلة عن كثافة الاشعاع وعن تجزئته وعن طول‌موجته فيما بين أشعة جاما وأشعة -X الخفيفة • ومن بين ٨٧ طفرة‌مميتة استحدثت فى الدروسوفلا نتيجة جرعة ٣٠٠٠ رونتجن ، يقدر لى (١٩٥٥ ، لى وكاتشسايد ١٩٤٥) أن ٣٠ منها ترتبط بتغيرات تركيبية كبيرة و ١٨ منها باقتضابات ضئيلة و ٣٩ منها غير مصحوبة بتغيرات سيتولوجية يمـــكن اكتشافها •ويحسب لى بعد ذلك أن ٢٨ من التسع والثلاثين الأخيرة نتيجة أضرار تسببها الانفصامات التى تلتحم ارتداديا دون تغير ملحوظ فى التركيب، بينما يمكن اعتبار الاحدى عشرة الباقية على أنها انقلابات ضئيلة تمر دون اكتشاف حتى فى كروموسومات الغدد اللعابية • وعلى هذا الاساس ، تكون جميع الطفرات المميتة المرتبطة بالجنس ذات علاقة بالانفصامات • ويدعم هذا ديمرك (١٩٣٧) الذى وجد أن ٩٠٪ من مثل هذه الطفرات المميتة تقع عند نقط انفصامات التنظيمات الجديدة أو بالقرب منها ، بينما لم يمكن آخرون عن طريق العبور ، فصل الطفرات المميتة عن التنظيمات الجديدة (هرسكو ـ ويتز ١٩٤٦ ، ١٩٥١) • غير أن هرسكوويتز (١٩٥١) يستخلص ، على أساس حسابات أخرى ، أن ٦ر٠ من الطفرات المميتة غير المرتبطة بانفصامات قد نتجت من ١٠٠٠ رونتجن بالمقارنة مع ٣ر٢ مميتات مرتبطة بالانفصام فى صورة أو أخرى •

وقد حللت مجموعة من الطفرات المستحدثة عند الموقع A^z فى الذرة

تحليلا دقيقا • والظاهر أنه بينما تسلك الطفرات المستحدثة بأشعة ما فوق البنفسجى كتغيرات موقعية أو داخلية فى الجين ، فان الطفرات المستحدثة بأشعة -X كانت دائما مصحوبة بتحورات فى الكلوروفيل وكانت الى جانب ذلك مميتة للخلية فى الحالة الأصيلة (ستادلر و رومان ١٩٤٨) • وفوق ذلك كله كانت الأغلبية العظمى للتنظيمات الجديدة الكبرى فى الدروسوفلا مميتة فى الحالة الأصيلة مما يدل على حدوث ضرر أو نقص فى المادة الجينية عند نقط الانفصام ولهذا ، فان موضوع العلاقة بين الطفرات والانفصامات يجب اعتباره مفتوحا رغم أن ارتداد الطفرات الكيموحيوية فى الخلايا الأحادية المجموعة لأنواع الفطر أو البكتريا يساند بقوة وجود تغيرات حقيقية داخل الجين • وذلك رغم الحقيقة فى أنه يمكن لطفرات تأثير الموضع أن ترتد ثانية مع اعادة التنظيم الجديد للكروماتين الى أوضاعه الطبيعية •

تأثـــير الموضــــع

استمدت الآراء الأولى عن الجين ، ولا سيما تلك التى تتعلق بطبيعته الحبيبية ، من بيانات العبور ومن الدراسات الاشعاعية • ولكن نبع تقديرأعظم للجين ، كوحدة وظيفية للوراثة ، وللكروموسوم كبنـــاء منظم ، من تحليل تأثيرات الموضع • وقد تلا اكتشاف هذه الظاهرة بوساطة استرتفانت (١٩٢٥) تحليلات عديدة فى الدروسوفلا (لويس ١٩٥٠ ، ١٩٥١ ، ١٩٥٢ ، ١٩٥٥ جرين وجرين ١٩٤٩ ، جرين ١٩٥٤ ، ١٩٥٥ أ ، ب) وفى الأونوثيرا (كاتشسايد ١٩٤٧) وفى الذرة (ماكلنتوك ١٩٥١ ، ١٩٥٣) • ويزداد الأمر وضوحا باستمرار بأن المظهر والمحكوم وراثيا لا يعتمد فقط على الجـين نفسه بل على طبيعة الكروماتين المجاور له • ولهذا فان الجين ، حتى ولو كـان ذا طبيعة حبيبية ، ليس وحدة معزولة تعمل ببساطة مع باقى الجينات ، بل هو يتأثر ايجابيا بهذه الجينات •

يعرف طرازان عامان لتأثيرات الموضع (لويس ١٩٥٠) • الأول هو الطراز الثابت أو طراز ــ S ويمثله تفاعل الموقع « عودى B » • والمعروف أن التأثير (عودى) يكون مصحوبا بتكرار للمنطقة 16A من الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • ويمكن الحصول عن طريق العبور غير المتساوى ، على كروموسومات تحوى المنطقة 16A مكررة ثلاث مرات ، وهذا

يسمح بمقارنة تأثيرات أربعة مواقع عودى فى تركيبين مختلفين • فاذا رمزنا للمنطقة 16 A فى الكروموسوم العادى بالرمز B وعودى بالرمز BB فانه يمكن مقارنة الاناث BB/BB بالاناث BBB/B • وقد وجد أن الحشرات الأخيرة ذات تأثير عودى (عدد مختزل من عديسات العين المركبة) أكثر تطرفا من الأولى •

وفى حالة أخرى ، يعطى تركيبان عامليان فى الدروسوفلا ميلانوجاستر « لنجمى ـ نجيمى » مفروض أنهما متكافئان $\frac{S\ \ ast}{+\ \ ast^4}$ و $\frac{S\ \ ast^4}{+\ \ ast}$ مظهرين مختلفين حيث يعطى الأول عينا أكبر من الثانى • وتصادف نفس الظاهرة عند مقارنة $\frac{S\ \ ast}{+\ \ +}$ و $\frac{S\ \ +}{+\ \ ast}$ • وقد أطلق على هذا الاصطلاح « أليلية الموضع الكاذبة » وهى ليست مؤسسة فقط على الحقيقة بأن المواقع المتجاورة بينها علاقة وظيفية وثيقة ، بل أنه يمكن مظهريا تمييز « الطراز المتجاور cis » $\frac{a\ \ b}{+\ \ +}$ من الطراز « المتقابل trans » $\frac{a\ \ +}{+\ \ b}$ فالتعبير الجينى لا يعتمد فقط على الجين ذاته بل على الكروماتين المجاور •

والطراز ـ S من تأثير الموضع طراز ثابت يشبه الناشىء من طفرة حقيقية • وفوق ذلك ، فان تحليل الحالة الكروموسومية يبين أن هذا الطراز يقتصر دائما على المناطق اليوكروماتينية من الكروموسوم • أما الطراز ـ V أو طراز البرقشة من تأثير الموضع فقد ظهر أنه يرتبط دائما بالمناطق الهتروكروماتينية من الكروموسوم • والتأثير ينبع من أن جينات يوكروماتينية ثابتة تعرض عدم استقرار مظهرى حينما توضع قريبة من أو فى داخل الهتروكروماتين • وعدم الاستقرار متغير فى تعبيره • ويظهر انه غير مقصور على نوع معين من الجينات ، وينتج عنه طراز من الموازيكية الجسمية ، وخلافا للطراز ـ S الثابت الذى يقتصر على تعبيرات مظهرية مفردة ، فهو منتشر التأثير بحيث ان عددا من الجينات يمكن أن تعرض فى نفس الوقت البرقشة • وتدل الحقيقة فى أن الجينات اليوكروماتينية يجب أن تصبح فى ملامسة الهتروكروماتين ، على أنه عادة يجب أن يشملها شذوذ من النوع الذى يغير مواضع الجينات •

واثر برقشة الابيض ــ ٤ $w^{m\cdot4}$ حالة نموذجيـــة لتاثير الموضـــع من الطـراز ــ V فى الدروسوفلا ميلانوجاستر · ولمـا كانت هـذه الحـالة تتضمن تنظيما جديدا ، فان الكروموسوم X المتغير والذى يحمل الأليل العادى w^+ نشير اليه بالرمز R^{w+} · فالخليط الذى يحمل كروموسوما R^{w+} وكروموسوما عاديا به الأليل الأبيض الطافر (w) يكون لون العين به مبرقشا أى موزايك من بقع بيضاء وأخرى حمراء · ومن ناحية أخرى نجد أن الأفراد الخليطة $\frac{R^{(w+)}}{+}$ عيونها حمراء عادية أى ان الجين العادى للون العين (+) يســود مظهــريا ويؤدى الكروموســوم X المتغير R(w+) الى موزايكية عندما يكون دون قرين X كما هى الحال فى الذكر

ويستدل على أن هذه البرقشة ليست نتيجة لطفور بل هي تعبير جيني يختلف من خلية الى أخرى من الواقع بأن نزع الجين من جيرته للهتروكروماتين أى بارجاعه الى داخل اليوكروماتين يعيد له أداءه لوظيفته وثبـــاته الطبيعيين مادام لا يصحبه هتروكروماتين ويمكن تحت ظروف معينة ، الوصول الى ذلك عن طريق العبور ، كما تبينه حالة موزايكية « الجنـــاح المشعر h » فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (دوبنين و سيدوروف ١٩٣٥) وتأثير الموضع للموقع -P فى الاونوثيرا بلاندينا (كاتشسايد ١٩٤٧) وفى الحالة الأخيرة فان الموقع ــ P الذى يتصل عمله بطابع الصــبغة فى السبلات ، يشمله انتقال بحيث يمكن ، عن طريق العبور نزع هـــذا الجين من موضعه بالانتقال الى كروموسوم عادى أو العكس وقد تمت حوالى ٥٨ عملية نقل للموقع ــ P الى داخل أو الى خارج الانتقال وكان يظهر طابع البرقشة دائما ، دون استثناء ، فى السبلات عندما يكون داخل التنظيم الجديد (الانتقال) كما أنه يستعيد ثباته عندما يكون خارجه · ولهذا فان الجين لم يتغير بل ان موضعه هو الذى يحدد تفاعله

تعرض حالات تأثيرات الموضع من الطراز -V خصائص هامة أخرى فاولا أن التأثير يمكن أن يشمل الجينات المجاورة أيضا تماما كما حدث لنجين المجاور مباشرة للهتروكروماتين · وفى أحدى الحـالات المتطرفة ، وهى حالة انقلاب ، أظهرت البرقشة خمسة جينات وكان أحدها يبعد من نقطة الانفصام للتنظيم الجديد طولا يقرب من ٥٠ شريطا من شرائط كروموسومات الغدد اللعابية · وثانيا ، أن درجة البرقشة يمكن أن تعدل كثيرا اما بخفض

التأثير واما بزيادته • فاضافة كروموسومات Y ، وهى هتروكروماتينية تماما ، تميل الى خفض البرقشة • ويعطى ارتفاع الحرارة نفس الاتجاه بينما تزيد الاقتضابات فى اليوكروماتين أو الهتروكروماتين هذا التأثير • ومن ناحية أخرى ، لا تؤثر كروموسومات Y على تأثيرات الموضع فى الطراز ـ S الثابت • ومما يدعو للاهتمام أن الموزايكية تحدث لجينات موضعها العادى فى الهتروكروماتين عندما تنتقل الى اليوكروماتين • واضافة الهتروكروماتين على هيئة كروموسومات Y تزيد من درجة الموزايكية بدلا من أن تخفضها •

وقد قدمت نظريتان فرضيتان لتفسير تأثيرات الموضع • فتفترض « النظرية التركيبية » (افروزى وساتون ١٩٤٤) أن الجين قد تغير بطريقة تؤدى الى تغيير نشاطه الوظيفى وتبعا لذلك ، تعبيره المظهرى ، ولكن هذا التغير يكون من نوع سهل الارتداد • والمفروض أن الجين يتغير هندسيا عن طريق قوى التزاوج الميتوزى الذى يسود فى الدروسوفلا ولكن من العسير أن يقوم مثل هذا الفرض بتفسير الموقف فى الاونوثيرا أو فى الذرة حيث لا يوجد التزاوج الميتوزى •

وتعتبر « النظرية الحركية » (سترتفانت ١٩٢٥ ، لويس ١٩٥١ ، ١٩٥٥) أن التأثيرات التى تحدث هى نتيجة تفاعل الجينات المتجاورة على مستوى النواتج المباشرة للجين • ويوضح تأثير الموضع فى حالة S-ast هذه النقطة • ويعتبر هذان الجينان (المعتقد أنهما موجودان فى نصفى شريط مزدوج ، وعلى هذا يكونان تكرارين) ، أنهما كانا فى وقت ما متمثلين فى الوظيفة ، ولكنهما الآن قد اختلفنا قليلا فى نشاطهما الجينى • فاذا فرض أن الجينات ، فى تحديدها للتعبير المظهرى تقوم بذلك عن طريق عملية النواتج الجينية فلابد من فرض مادة عميلة X • فاذا كان كل من S و ast ⟵ يستخدم المادة العميلة X ، فهناك تفاعلان ممكنان :

$$X \xrightarrow{S} A \xrightarrow{ast} B \quad \text{أو} \quad A \xleftarrow{S} X \xrightarrow{ast} B$$

فالأول تفاعل تنافسى والثانى تفاعل تتابعى • ولكن حيث انه يجب وجود S و ast على نفس الكروموسوم لكى يستمر التفاعل ، فان التفاعل الثانى هو الأكثر صلاحية على أساس امكان انتشار النواتج فى الأماكن القريبة من الجينات المتجاورة وعدم امكان ذلك بين الجينات غير المتصلة أو الموجودة على كروموسومات نظيرة • ولهذا فانه لابد أن يكون التفاعل فى حالة التجاور

«cis» $X \xrightarrow[+]{s} A \xrightarrow[+]{ast} B$ ، مختلفا عن التفاعل فى حالة التقابل «trans»

$X \xrightarrow[+]{s} A \xrightarrow[ast]{+} B$ ولهذا يستخلص لويس (١٩٥٥) ، على أساس حالــة S - ast وكذلك حالة سلسلة « ثنائى الصدر «bx الأكثر تعقيدا (الموصوفة فى الباب ١٥) ، أن أليلية الموضع الكاذبة يمكن تفسيرها كسلسلة من التفاعلات المحكومة بالجينات يكون فيها لكل مادة وسطية (X,A,B ... etc) دوران كمادة عملية للتفاعل التالى وكمحدد لعملية فسيولوجية معينــة وعلى هذا الأساس فــان لكل جين وظيفة منفصلة ومعينــة وان الوحــدة الفسيولوجية ووحدة الاتحادات الجديدة ووحدة الطفور واحدة بالذات

وهنــاك طراز ثالث لتأثير الموضع قريب من الطــراز -S الثابت وصفه لويس (١٩٥٤) ويتعلق بمجموعة الأليلات الكاذبة لثنائى الصدر وفيها يظهر أن الحالة التركيبية الخليطة لبعض التنظيمات الكروموسومية الجديدة المعينة التى تشمل الذراع اليمنى للكروموسوم الثالث فيما بين « ثنائى الصدر «bx والسنترومير (وتتضمن حوالى ٥٠٠ شريط) ، تنقل التعبــير المظهــرى لطــراز « حالة التقابل trans » بعيدا عن المظهــر البرى ولكن ليس لها تأثير على طراز « حالة التجاور ، cis » فاذا رمز للتنظيم الجديدة بالحرف R فانه يمكن مقارنة التأثير فى طرازى «حالة التقابل » $\frac{R\,(a\ +)}{+\ b}$ و $\frac{a\ +}{R\,(+\ b)}$ مع $\frac{a\ +}{+\ b}$ ويميل التنظيم الجديد الى تقليل التزاوج الميتوزى ويتداخل مع امكان انتشار المواد العميلة من أحد الكروموسومين النظيرين الى الآخر وهكذا يحور مظهر طراز « حالة التقابل » ولكن لايحور طراز « حالة التجاور » ٠ وهذه النظرية الفرضيه ، على نحو ما خليط من النظريتين التركيبية والحركية ٠ وتؤيد أيضا الرأى المنادى بالتفاعلات التتابعية ٠

تأثيرات الموضع فى النظام Ac - Ds فى الذرة

ان عــدم استقرار الجينات فى الطــراز - V لظاهرة تأثير الموضــع فى

الدروسوفلا يدعو الى الحذر فى تفسير الطفرات على أنها تغيرات داخلية فى الجين • فمن الواضح أن الهتروكروماتين ، والى حد معين ، السنترومير يشتركان جزئيا فى تحديد عمل الجين وتعبيره المظهرى • وهذا بالتالى يمكن استقراؤه رجعيا الى مستوى التميز ، كما سنشير اليه فيما بعد • وتقوى دراسات ماكلنتوك (١٩٥٠ ، ١٩٥١ ، ١٩٥٣) المرموقة فى الذرة صحة وجهة النظر هذه الى درجة عظيمة •

ففى هذه الدراسات ، التى ذكرت فى باب سابق ، أوضحت ماكلنتوك أن التعبير الجينى وثيق الصلة بالتنظيم الكروموسومى • ففى احدى سلالات الذرة الكثيرة التغير والطفور ، أمكن بيان وجود موقعين يحكمان العمل الجينى أثناء التكوين • واحد هذين الموقعين ، « المنبه Ac » يبدو أنه موقع رئيسى حيث ان الموقع الثانى « المفكك Ds » لا يمكنه العمل فى غياب الأول • على أن وجود الاثنين فى نفس النواة يتسبب عنه ارتفاع فى الانفصام الكروموسومى التلقائى وعدم استقرار المواقع الجينية وكثرة طفورها • فالظاهرتان ، الانفصام والطفور ، ترتبطان سببيا • وفى الحقيقة ، ربما يمكن النظر اليهما كوجهين لظاهرة واحدة اساسية •

ومن الوجهة التاريخية • نشأ النظام Ac - Ds نتيجة لدورة الانفصام الإلتحام ـ الجسر التى تشمل الكروموسوم التاسع • ومع أن كليهما ، Ac و Ds ، يسلكان كجينين فى أنهما يعرضان وراثة مندلية وعبورا بينهما وبين الجينات الأخرى وقدرة على الطفور ، فقد أشير اليهما « كموقعين » وليس كجينين لان الادلة تشير الى أنهما كتلتان من الهتروكروماتين • والمفروض أنه لا يوجد لهما مواقع مقابلة متنحية عادية فى سلوكها • ويمكن بيان خواصهما فيما يلى :

١ ـ يحكم Ac نشاط Ds كما يحكم الوقت الذى يعمل فيه Ds أثناء التكوين • والاخير غير فعال فى غياب الاول •

٢ ـ Ac غير مستقر ويمكن وجوده فى عدد من الحالات المختلفة بما يماثل الحالات الأليلية المختلفة للجينات اليوكروماتينية العادية • وتكتشف تغيرات الحالة هذه من تغير فى السيطرة على Ds وكذلك بالتغير فى التحكم فى طراز درجة الطفور التى يسمح بها • والمفروض أن التغيرات فى حالة Ac ترجع الى تغيرات فى كتلة الهتروكروماتين التى تكون الموقع Ac •

٣ ــ Ds تتغير حالته فقط في وجود Ac ويمكن أن يوجد فى عدد من الحالات المختلفة. ويفترض أن عدم استقراره ، أيضا ، هــو انعكاس لتغــير هتروكروماتيني. وتحدد الحالة التى يكون عليها Ds التكرار النسبى للأحداث التي تقع عند الموقع Ds

٤ ــ يمكن لكل من Ac و Ds الانتقال (تغيير الموضع) داخل الكروموسوم وبين كروموسومات الهيئة ومن المعتقد أن هذا يتم عن طريق حدوث انفصامات عند هذين الموقعين وانتزاعهما ثم اعادة تثبيتهما عند مواضع أخرى ويمكن مبدئيا اكتشاف تغير المواضع عن طريق نشاطهما ثم التأكد من ذلك ببيانات الارتباط ومن حيث ان Ds يؤثر عــلى الجينات المجاورة له (انظر ما يلى) ، بينما Ac ينحصر عمله فى التأثير على Ds ، فانه يمكن توقيع مكان Ds بسهولة أكثر من Ac

٥ ــ Ds ثنائى العمل فى وجود Ac فأولا هو مركز للانفصام العالى . ويؤدى انفصام بسيط عند Ds الى فقد جميع الكروماتين المستطرف عنه ويمكن اكتشاف ذلك فيما يتعلق بزمن وموضع الحدوث ، عن طريق فقد جينات معروفة ، تؤثــر على النبــات أو الاندوسبرم غير أن تغيرات أخرى كثيرة تحدث فقد يكون أحد الانفصامات فيها دائمــا عند الموقع Ds وثانيا يؤثر Ds على الجينات المجاورة له ٠فمثلا اذا كان Ds مجاورا للجين Wx فى الكروموسوم التاسع فان الجين Wx يسلك كما لو كان قد طفر الى الحالة المتنحية أو كما لو كان غير فعال تماما أو غائبا على أنه يمكن توضيح أن حالة Wx لم تتغير ، وذلك أن انتزاع Ds من جيرته يعيد Wx الى حالته العاملة العادية وعلى ذلك ، فان Ds يحكم عمل Wx دون أن يغير تركيبه الداخلى الخاص به ونتيجة لهذا فان العلاقة بين الطفور والانفصام من خصائص الموقع Ds وكلتا الظاهرتين يسيطر عليهما Ac على أنه يمكن الحصول على توافيق شتى من حالات Ac و Ds بحيث تعطى طيفا كبيرا من الأحداث يتراوح من انفصامات وتغيرات كثيرة مــــع طفرات قليلة الى انفصامات قليلة مع طفرات كثيرة ونتيجة لذلك ، فان الطفرات والانفصامات يجب أن تحددها طبيعة الموقع ولا يوجد خط فاصل يمكن رسمه بين الأحداث التى تؤدى الى انفصام كروموسومى يمكن كشفه وبين الأحداث التى تؤدى الى نشأة طفرات غير مصحوبة بتغيرات كروموسومية ٠

٦ ـ قد اكتشفت مواقع معينة تبقى طفورة ولكنها لم تعد محتاجة الى وجود Ac · وقد افترضت ماكلنتوك أن نشاط الموقع فيما يتعلق بقدرته على الطفور يتعلق أساسا بطراز المادة الكروماتينية الموجودة عند الموقع ولا تتضمن تغيرات فى الجين نفسه · بل هى تعتقد أن طرازالكروماتين هو الذى يقوم بقيادة المادة الجينية فى كيفية عملها فى النظام النووى ولولا النشاط المعروف عن الموقعين Ac و Ds تحت ظروف أخرى لكان من الواضح ، عند هذا المستوى ، استحالة فصل نظام ماكلنتوك الفرضى عن النظام التقليدى الخاص بالجين ·

٧ ـ الجينات التى تتأثر بالموقعين Ac و Ds عديدة ومتنوعة فى تعبيرها المظهرى · والاتجاه الطفورى اما أن يكون الى ناحية تخفيض أو زيادة درجات التغيير واما الى آتجاه التنحى أو السيادة ·

٨ ـ أمكن الحصول فى الاندوسبرم الثلاثى المجموعة من صفر الى ست جرعات من Ac · وكلما زاد عدد مواقع Ac الموجودة تاخر الوقت الذى يعمل فيه Ds أثناء تكوين الاندوسبرم · وهكذا يؤثر Ac على توقيت عمل Ds كما يؤثر على نشاطه ·

ويشبه الموقع Ac فى وجوه عديدة الموقع Dt ، الذى يغير طفور الجين a_1 فى الذرة (روودز ١٩٤١) ، ولكن يدل فشل Ac فى زيادة طفور a_1 على أنها ليسا متماثلين · الا أن ماكلنتوك قد تمكنت من اعادة تكوين فعل شبيه بتأثير Dt على a_1 عن طريق تحوير العقدة الهتروكروماتينة فى الكروموسوم ٩ أثناء دورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر ، وبهذا عضدت بقوة الرأى بأن أصول نشأتها واحدة حتى ولو أن فعلهما الآن مختلف نوعا ما · والى جانب ذلك ، يوجد موقعان فى الذرة أيضا يعرضان بعض خصائص النظام Ac - Ds · ولكن هذان نظامان مفردان بدلا من نظام ثنائى ويشبهان Dt فى أن فعلهما أكثر اقتصارا · وهذان هما العنصران · « الضابط Mp » الذى يؤثر على الموقع P (برنك ونيلان ١٩٥٢ ، برنك ١٩٥٤) والعنصر « المنشط En » الذى يغير التعبير المظهرى للموقع Pg (بيترسون ١٩٥٣) · ويمكن فصل كل من Mp و En من المواقع التى تؤثر عليها عن طريق اتحادات جديدة ، ولكن فى حين أن Mp وثيق الارتباط بالموقع P ، فان مكان En متغير فى المجموعة الكروموسومية · ويشبه Mp

الموقع Ac في أن زيادة جرعات Mp تؤدى الى تأخير وتأخير وقت التأثير كما أنها تزيد اختزال شدة اللون فى مظهر الجين P (لون البريكارب) ٠

ويمكن تصور عمل النظام Ac - Ds على نحو أفضل اذا تناولنا أصل نشأة الموقع $m\text{-}1_c$ وهو موقع طفور واليل للجين C السائد الذى يختص بانتاج البرون ملون فى الأندوسبرم ٠ وفى تلقيح معين أسهم الأب الذكر بكروموسوم ٩ موسوم بالجينات Yg و C و Sh و wx و Ds (مع استطراف Yg ووجود Ds فى أول مكان اكتشف به والذى يعرف بالموضع القيـــاسى) وكذلك مـوقع واحد Ac فى موضع غـير مرتبط بالسابقـين ٠ وأسهمت الام بكروموسوم ٩ يحمل الاليلات المتنحية الثابتة yg و c و sh و wx دون وجود Ds أو Ac ٠ ويجب أن يكون نصف الحبوب C Sh wx دون برقشة حيث ان Ac يوجد فقط فى نصف حبوب اللقاح والنصف الآخر يجب أن يكون مبرقشاً نتيجة للمواقع Ds حيث تبدأ . فى وجود Ac ٠ دورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر مما يتسبب فى فقد الموقع C أحيانا ٠ ويجب وجود قطاعات تعرض c و sh نتيجة للفقد (لا يمكن اكتشاف فقد Yg فى الأندوسبرم)٠ الا أن حبة واحدة كانت على النقيض تماما حيث كانت فى معظمها عديمة اللون مع وجود قطاعات صغيرة ملونة تظهر خلالها ٠ وهكذا يظهر كما لو أن المتنحى c قد طفر ثانية الى C السائد ٠ ويمكن أن يحدث هذا فقط فى الكروموسوم التاسع الذى أسهم به الأب الذكر ٠

وقد أظهرت دراسات الارتباط التى تلت أن الموقع Ds قد انتقل فى هذه الحالة من موضعه الى يمين wx الى موضع C ، وأن Ds فى هذا الموضع الجديد تسبب فى جعل الجين السائد C يعمل كالمتنحى c معطيا حبة عديمة اللون ٠ وتنشأ القطاعات الصغيرة الملونة عندما يفقد Ds عن طريق الانفصام ٠ وعند فقده يستعيد C تعبيره السائد ٠ وفوق ذلك ، تقع جميع انفصامات Ds فى هذه الحالة عند الموقع C وليس الى اليمين من wx حيث كان Ds سابقا ٠ وأخيرا . فان الطفور الى C وانفصامات الطراز Ds تقف عند استبعاد Ac من النواة عن طريق التلقيح ٠ واعادة ادخال Ac يؤدى الى استئناف أحداث الطفور والانفصام ٠ وكذلك فان الطفرات التى حدثت الى C تكون ثابتة فى هذه الحالة كما نأمله لو أن التغير كان نتيجة انتزاع Ds من جيرته ٠

ولهذا ، فانه من العسير تجنب الاستخلاص بأن $m \cdot l_c$ قد تنشأ من C بسبب انتقال Ds الى جيرته ، وأن Ds يكبت فعل C فيعطى المظهر c المتنحى . وأن المظهر السائد C يستعاد حين يستبعد Ds ثانية . وقد درست عدة مواقع أخرى بطريقة مماثلة وهى تخضع جميعا لنفس التفسير .

وهذه الدراسات واضحة الأهمية لموضوع التميز . فهى تشير بقوة الى أنه يمكن للعوامل النووية أن تحكم وقت ومكان وقوع أحداث معينة في النواة والتى تظهر ، عند مستوى أعلى من التنظيم ، كأعمال من التميز . وعملية التميز عملية تتابعية والخطوات التى تتضمنها أثناء التكوين تؤدى الى طرز خلوية محددة تتجمع فى أنظمة للعضو . ويرجع أصل هذه الخطوات الى نظام يبدأ عمله داخل خلايا معينة . ومن المعروف من علم الأجنة وكذلك من علم الوراثة أنه يمكن للخلايا الشقيقة (والمفروض أنها صفوية المحتوى الوراثى) أن تكون مختلفة المستقبل . فهناك شىء ما يبدأ التفرقة ما بين خلية أو أكثر وبين غيرها عن طريق قيادتها الى مسالك مختلفة من التفاعل المورفولوجى . وتهيىء صورة الأحداث التى وصفتها ماكلنتوك نظاما يحقق مثل هذه التفرقة ، ومع أن هذا الذى وصف على مستوى أسهل فى المشاهدة ، فان التدرجات التى وجدت تشير الى امكان وجود مثل هذه الانعزالات على مستوى أكثر دقة واحكاما . وتميل عملية التطور ، بالطبع ، الى بقاء هذه الانعزالات تحت سيطرة دقيقة . ومن المعروف أن جينات معينة تعمل فى أوقات معينة فقط أثناء التكوين . فلابد من وجود نظام يحدد بدء عمل الجينات . وقد تكون طبيعة هذا النظام تنحصر فى عملية ازاحة ستار شبيهة باختفاء Ds من جيرة جين ما فيماط عنه اللثام ، ويسمح له بأداء عمله على الوجه الصحيح .

وبهذه الروح تعتبر ماكلنتوك (١٩٥١) أن « النواة تنتظم الى وحدات محددة للعمل ، وأن الامكانيات لطرز العمل الجينى فى كل نوع من الخلايا تختلف عن الامكانيات فى نوع آخر منها » . ولهذا فان النويات ذات قدرات وظيفية مختلفة وأن المستقبل المختلف لكل منها ما هو الا تعبير « لعدم التكافؤ » هذا . وهذا ، بالطبع ، يفترض اما انعزالا ميتوزيا للمكونات المسيطرة واما انقسامات ميتوزية تفاضلية تسمح بتغيرات فى الكروماتين مما يسمح بالتالى للجينات بأن تصبح عاملة . ولا شك فى أن البرقشة التى تنشأ فى اندوسبرم الذرة تحت نظام Ac - Ds أو نظام آخر مماثل له أمر شاذ . وليس من المتوقع أن نجد مثل هذا الحال فى طوابع التكوين الحسنة التنظيم . الا أن الحقيقة فى

أننا نجد عند أحد طرفى النظام Ac - Ds امكان نشوء طفرات دون حدوث تغيرات كروموسومية تشير الى أن هذا الطراز من التميز هو اكثرها احتمالا لان يوجد فى الطبيعة ، حيث ان الانتخاب الطبيعى لابد أن يكون قد استبعد الطرز التى تعطى تغيرات كروموسومية • وعلى أية حال ، فان الانعزالات التفاضلية التى نجدها فى كثير من الكائنات تدل على احتمال وجود انعزالات أكثر دقة منتشرة طبيعيا ولا يمكن كشفها بوسائلنا الحالية فى البحث •

وهناك مشاهدة سيتولوجية تسترعى الالتفات توازى رأى ماكلنتوك الخاص باختلاف القدرات النووية ، وجدت فى دراسات حلقات بالبيانى فى كروموسومات بعض حشرات ذات الجناحين من طراز كروموسومات الغدد اللعابية (باور ١٩٥٢ ، باور و بيرمان ١٩٥٢ ، بيرمان أ ١٩٥٢ ، ب ، ميشليك ١٩٥٣) • وهذه الحلقات هى تحويرات فى التركيب البنــــائى للكروموسوم ومشتقة من المناطــق الشريطية العــادية فى الكروموســوم ، والمفروض أنها يمكن أن تعود الى الحالة العادية (شكلا ٥ ــ ٢١ ، ٥ ــ ٢٢) • غير أنه فى أى نسيج واحد ، نجد هذه الحلقات تقتصر على مواقــع معينة ، فتشمل شريطا واحدا أو منطقة معينة فى وقت ما • وفوق ذلك فانها تظهــر فى وقت يمكن التنبؤ به أثناء التكوين اليرقى • وانه ليبدو أن حلقـــات بالبيانى هى تعبير عن نشاط جينى معين فى أوقات معينة وأنسجة معينة ومن الصعب اكتشاف مثل هذه الأحداث فى كروموسومات أخــرى غــير الكروموسومات التى من طراز كروموسومات الغدد اللعابية ، ولربما أيضا يكون نظام Ac - Ds الذى اكتشفته ماكلنتوك هو نظام للتميز خرج عن التحكم الطبيعى لأسباب غير معروفة •

وتشير دراسات الغرس والتطعيم التى قام بها كنج وبرجز (١٩٥٥) الى تميز نووى من نوع أكثر استدامة • وكان موضوع البحث عما اذا كانت النويات من مختلف الأنسجة التى تميزت تحتفظ بقدرتها على احداث النمو والتكوين غير المقيد بعد نقلها الى بيضات منزوعة منها النواة • وعن طريق نقل نويات من خلايا متدرجة تصاعديا فى تميزها من جنين الضفدعة (غالبا من الميزودرم الحبلى والعرف العصبى) الى بيضات منزوعة النواة غير منقسمة وجد أن النواة تفقد قدرتها على احداث النمو والتكوين الكامل والسيطرة عليه تدريجا • وهكذا قد أمكن للنويات من البلاستيولا والجاستريولا أن تجعــل التكوين يسير طبيعيا ولكن النويات التى تميزت أكثر من ذلك ومن أجنة

أكبر قد فقدت القدرة فى أن تكون عوضا كاملا للنواة العادية للبيضة ٠ وطبيعة التميز النووى غير معروفة ولكن يبدو أن كلا من النواة والسيتوبلازم لهما القدرة على التغير المستديم أثناء التكوين ٠

التأثير الوراثى للهتروكروماتين

مما ورد أثناء المناقشات السابقة فى هذا الباب يتضح أن الهتروكروماتين لا يمكن أن يعتبر بعد الآن أنه الكروماتين الخامل وراثيا كما كان يظن فى وقت ما سابقا ٠ فقد بينت دراسات تأثير الموضع أن الهتروكروماتين يضفى أثرا عميقا على عمل الجينات اليوكروماتينية التى توضع فى جيرته عن طريق تنظيم جديد ٠ كما أن كبت البرقشة الناتجة عن تأثير الموضع باضافة الكروموسومات Y الهتروكروماتينية فى الدروسوفلا تشير الى وجود دور وراثى للهتروكروماتين ٠ وكذلك نظام Ac - Ds الذى يعتبر ذا طبيعة هتروكروماتينية ٠ غير أنه من العسير تحديد دور الهتروكروماتين ٠ والواقع أنه بينما يكون تمييزه عن اليوكروماتين واضحا على المستوى السيتولوجى (اختلاف الدورة والتزواج غير النوعى واختلاف البكنوزية) فالتفرقة بينهما على المستوى الوراثى مبهمة ورديئة التحديد ٠

وقد افترض الخمول الوراثى للهتروكروماتين على أساس الحقيقة بأن الكروموسوم Y وكثيرا من الهتروكروماتين السنتروميرى فى الكروموسوم X في الدرسوفلا غير ضرورى للحيوية أو للتعبير المظهرى لباقى الجينات (جولد شميدت ١٩٤٩ ، هاناه ١٩٥١) ٠ غير أن برقشة تأثير الموضع قد غيرت من هذا الرأى ٠ الا أن الكيفية التى يضفى بها الهتروكروماتين تأثيره لاتزال غير معروفة ٠

وقد افترض شولتز (١٩٤٧) أن الهتروكروماتين يختص بأيض الحامض النووى للشرائط القريبة منه ، وهو فرض يزداد الاعتقاد بصدقه بسبب الحقيقة فى أن التأثير على البرقشة وعلى تنوية (زيادة الحامض النووى) الشرائط يقلان عليها كلما بعد الموقع المعين عن نقطة الاتصال ٠ وقد أكد كاسبرسون (١٩٤٧) النشاط الكيميائى للهتروكروماتين بالمقارنة مع اليوكروماتين ٠ وبصفة خاصة من طراز المنظم النويى ، فهو يعتبر أن هذا الطراز

من الكروماتين يكون نوية غنية ببروتينات الحامض ثنائى الامين والحامض النووى الريبوزى ، وأن هذه المواد تتفاعل مع السيتوبلازم أو تمر اليه خلال الغشاء النووى حيث ينشط ثانية تكوين البروتين والحامض النووى ٠

ومن شتى البيانات التى تبدو غير متصلة والتى لهـــا علاقة بدور الهتروكروماتين قد نشأ اعتقاد متزايد بأن دوره فى الوراثة مختلف عن دور اليوكروماتين وأن تأثيره الاساسى من النوع العام الكمى والذى يتعلق معظمه بانقسام الخلية ونموها والتميز الجنينى بدلا من أن يكون محددا ونوعيـــا كما هى الحال فى معظم الجينات اليوكروماتينية ٠ وهذا الاعتقاد الذى يتزعمه بصفة خاصة ماذر (١٩٤٣) وجولدشمدت (١٩٤٩) يعتبر أن الهتروكروماتين يتكون من سلاسل مكررة من جينات ذات آثار صغيرة متماثلة بسبب أن نواتجها ليست عالية التميز وعملها ليس معقدا ٠ ونتيجة لذلك فالمفروض أن هذه الجينات تحكم طرازا من التباين الكمى المتصل بدلا من الاختـــلاف النوعى الدقيق التحديد ٠ وقد أطلق ماذر عليها اسم « الجينات العديدة » (بوليجينات) ٠ وافتراضاته مبنية على دراسة التباين المتصل فى الاشواك والشعور الشوكية فى الدروسوفلا التى يمكن الانتخاب لها والتى يمكن تحويرها عن طريق كروموسومات Y مختلفة من مصادر متنوعة ٠

واذا صح ما استخلصته ماكلنتوك (١٩٥٠ ب) من أن الموقعين Ac - Ds يتكونان أساسا من هتروكروماتين ، فان تأثيرهما فى الذرة فى انتـــــاج تباين واسع عند مواقع مفروض أنها مفردة ليتمشى مع هذه العقيدة ٠

والانطباع عن تأثير الهتروكروماتين على انقسام الخلية والنمو والتميز فى الباب التاسع ، فان الانعزال التفضيلى فى الأسكارس والسيارا والخاص مستمد من المشاهدات الخاصة بالانعزال التفضيلى للكروماتين ٠ وكما ذكـر فى الباب التاسع ، فان الانعزال التفضيلى فى الأسكارس والسيارا والخاص بالكروموسومات الاضافية فى الذرة والشيلم يتضمن عناصر هى ، فى حدود ما نعرفه ، هتروكروماتينية ٠ وفى السيارا ، يعرف أن الجزء من الكروماتين المسئول عن تحديد هذه الاحداث يوجد فى سنترومير الكروموسوم X (كراوس ١٩٤٣) أو قريبا منه ٠ ويمكن أن يعنى هذا أن مثل هذا الاستبعاد للهتروكروماتين ، مهما بلغ من دقة فى التوقيت ومكان التكـوين ، فهـو جزء من التميز وشطر موزع منه ٠ بينما هو فى كائنات مثل النيماتودا التى

تحتوى على عدد ثابت من الخلايا الجسمية يحتفظ بالهتروكروماتين فى الخلايا الجنسية فقط التى تستمر فى الانقسام • ومما يدل على أن وجود مقادير اضافية من الهتروكروماتين يشجع الانقسام الخلوى ، ما شوهد من الانقسامات الاضافية المتعددة التى تقع فى حبوب لقاح الذرة الرفيعة عندما تتضمن النواة كروموسومات اضافية ذات طبيعةهتروكروماتينية (دارلنجتونوتوماس ١٩٤١) •

ويعتبر جولد شمدت (١٩٤٩ ، ١٩٥٠) أن تأثير الهتروكروماتين يظهر أيضا فى تعبير الجناح القدمى (بودوبترا) . وهى حالة وراثية تحور الاجنحة الى زوائد تشبه الارجل فى الدروسوفلا ، وفى تعيين الجنس فى الليمانتريا • وتعتبر كلتا الحالتين مثلين للتميز يتضمنان عنصرا للوقت ، وأثرا للجرعة وتوازنا فى تحقيق التعبير النهائى • واذا بحثناهما على ضوء بيانات حالة Ac-Ds فان التوازى يكون واضحا حتى ولو أنه تعوزنا التفاصيل ولا يزال تفهمنا للحال غامضا •

تطور الجين

يتضح من المناقشة السابقة أنه لا يوجد تعريف للجين يغطى جميع الحالات التجريبية • وتتساوى فى الوضوح فى الوقت الحاضر الاستحالة الفعلية للتفرقة الايجابية بين الطفرة الجينية الداخلية والتنظيم الجديد الدقيق تحت المجهرى للكروماتين • وتبين دراسات ماكلنتوك فى الذرة أنه يمكن تحوير التعبير المظهرى للجين عن طريق عمل الموقع Ds (هتروكروماتين فرضا) الواقع بجواره ، وهى ظاهرة تذكرنا بتأثير الموضع من الطراز V- فى الدروسوفلا • ويظل الجين ، مع ذلك • دون تغيير تركيبيا حيث يمكنه من جيرته • ويشير هذا الى استعادة حالته السابقة بمجرد رحيل الموقع Ds الى الحقيقة بأن خصائص الجين ليست جميعها نابعة من ذاته ولكنها تعتمد الى حد ما ، قل أو كثر ، على طراز ودرجة القرب من الجينات المجاورة • وقد برزت هذه العلاقات المكانية من الدراسات الأولى لتأثير الموضع ونظام حالتى التجاور والتقابل الموجود فى الدروسوفلا وقد تدعمت بتأثيرات الموضع التى وصفها كاتشسايد فى الأونوثيرا وغيرها •

ويستدل على دور التكرار من تكوين أنظمة الأليلات الكاذبة • أما مدى هذا الدور فى تطوير الأنظمة الوراثية فلا يمكن الحكم عليه الا من الأمثلة التى أعطيت • ولكن استمرار ازدياد التفارق بين جينات مكررة كانت فى وقت ما متماثلة يمكن أن يؤدى الى نشأة جينات ذات خصائص مختلفة عن طراز الأسلاف • وبمجرد تمام افتراقه من الناحية الوظيفية وتوقف امكان ادراك العلاقة المتبادلة بين الجينات المتجاورة من حيث أصل النشأة عندئذ لا يمكن اكتشاف الأليلية الكاذبة • لذا فانه من المحتمل جدا أن فى مقدورنا ادراك ودراسة الأليلية الكاذبة فقط فى المراحل الوسطية للتطور من التشابه التام الى الاختلاف التام • فان صح هذا ، فمن المتوقع أن نجد سلاسل متدرجة من التميز الجينى وكذلك سلاسل متدرجة من مقادير التكرار • وان الفروق التى تعرضها الأنظمة المختلفة من الأليلات الكاذبة ، ما هى الا انعكاس لاتجاه ودرجة التفارق التطورى •

وهذا بالطبع يعنى أن الجين نفسه له القدرة على انتاج خواص جديدة ولن يمكن معرفة الكيفية التى يتحقق بها هذا حتى يصبح من الممكن الرجوع الى نموذج كيميائى يصور عمل الجين (شوارتز ١٩٥٥) • ولكن لا يوجد سبب مباشر للاعتقاد بأن خصائص الجين من الناحية الفسيولوجية ومن ناحية الطفور ومن ناحية تكوين الاتحادات الجديدة ومن ناحية التكاثر يلزم أن تتطور فى نفس الاتجاه وبنفس المعدل • وتعضد دراسات جرين ولويس فى الدروسوفلا ، ولونان فى الذرة ، الرأى بأن الجين المكانى وجين الوظيفة والطفور وتكوين الاتحادات الجديدة جين واحد ونفس الجين • لكن ، بكل وضوح ، ليست هذه هى الحال فى البكترويوفاجات والسالمونللا حيث يظهر أن الجين الفسيولوجى أكبر ماديا من جين الاتحادات الجديدة والطفور • فالأول بناء تركيبى واحد والأخير مركب من أقسام جزئية • ومن الممكن اقتراح أن الفروق لا تخرج عن أنها فروق تطورية ، وأن كلا الطرازين من الجينات يمكن وجودهما من الوجهة التطورية • غير أن الموقف لم يتضح بعد ، وليس أمامنا فى الوقت الحالى أن نعمل شيئا أكثر من أن نتخيل ونفترض •

الباب الثالث عشر

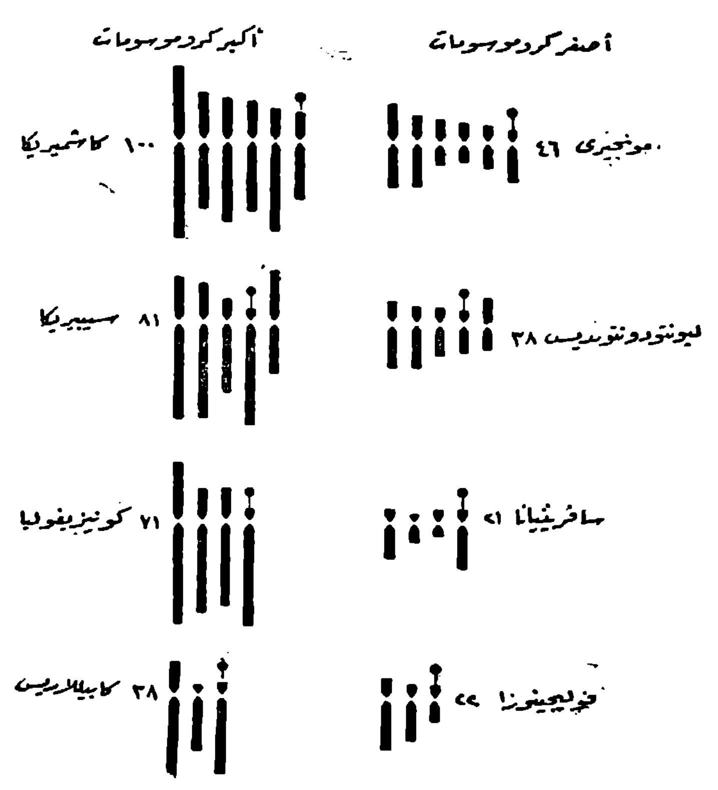
تطور الطراز المجموعى الكروموسومى

يعرف الطراز المجموعى الكروموسومى بأنه المجموعة الكروموسومية الأساسية لأى من الأنواع ومن ثم فان له خصائصه من حيث شكل وحجم الكروموسومات وذلك الى جانب عددها • وعندما يمثل بطريقة تخطيطية كما فى شكل ١٣ ـ ١ يشار اليه عادة « بالتخطيط الممثل للمجموعة » (ايديوجرام) •

ومن وقت مبكر والطراز المجموعى للكروموسومات يعتبر صفة محددة من صفات النوع حيث تكون موفورلوجى الكروموسومات بين أفراد النوع الواحدة ثابتة فى حدود معقولة مع اسناد الانحرافات عن الطابع النوعى ، غالبا ، الى أنواع الشذوذ الكروموسومى المعروفة • وقد أصبحت السيتولوجيا علما معترفا به وفى غاية النفع فى أيدى باحثى التقسيم الذين كانوا يهتمون بايجاد شىء أكثر من مجرد الفوارق المورفولوجية البسيطة لتحديد علاقات القرابة بين الأنواع • وفى الحقيقة لا يكاد يمكننا أن نعتبر علاقات درجة القرابة بين مجموعات الأنواع الطبيعية كاملة من الناحية التطورية دون أن تدعم الاستخلاصات المبنية على الفواصل المورفولوجية بيانات سيتوتقسيمية •

غير أن الطراز المجموعى للكروموسومات ، مثله كمثل جميع الصفات التقسيمية عرضة للتباين • ولكن بصفة عامة ، يمكن اتخاذ طراز مجموعى معين كممثل للنوع وحتى فى بعض الأحيان ممثل للجنس • ففى أجناس معينة من العائلة الزنبقية وفى أنواع الترادسكانتيا فى أمريكا الشمالية يستعمل نفس الطراز المجموعى كممثل لمجموعة من الأنواع • بينما فى الكريباس والدروسوفلا والسحالى والنطاط تتباين أعداد وأشكال وأحجام الكروموسومات الى درجة كبيرة من نوع الى آخر • ولا يمكن توضيح تطور الطراز المجموعى للكروموسومات فى حدود معينة ، الا نتيجة دراسة دقيقة للأنواع المتقاربة ـ

مع استعمال التهجين ان أمكن ، وكروموسومات الغدد اللعابية والتحليـــل الوراثى فى أنواع ذات الجناحين ومقارنات كروموسومات الدور الاستوائى • وفى المستقبل ، سيزيد من نفع طريقة المقارنات السيتولوجية الى درجة كبيرة . استخدام طرق التكنيك السيتوكيمية مع الانتفاع بمقارنات DNA والبروتين وكأساس لعوامل التفرقة التطورية (ميرسكى وريس ١٩٥١ أ) • غير أنه من الواضح وجوب تكامل وسائل الفصل على جميع المستويات ـ المورفولوجية ، والوراثية السيتولوجية والسيتوكيمية ـ حيث أن الاعتماد على مجموعة واحدة من هذه البيانات قد يكون مضللا •



شكل ١٣ ـ ١ : تخطيطات ممثلة للمجموعات (ايديوجرامات) الاحادية لثمانية أنواع من الكريباس تبين الاختزال فى العدد وفى الطول الكلى وفى التماثل • وقد بين الطول النسبى لباقى الأنواع الأخرى على اساس اتخاذ ١٠٠ كطول عرفى للنوع ك • كاشميريكا • والأنواع كاشميريكا وسيبيريكا وكونيزيفوليا وموتجيرى معمرة ذات ريزومات خشبية • والنوع ليونتو ـ دونتويديس معمر أو ثنائى الحول وذو ساق خشبية والنوع كابيللاريس ثنائى الحول أو حولى والنوعان سافرنيانا وفوليجينوزا عشبان حوليان •

وحيث ان الكروموسومات تجرى بها تلقائيا عمليات الانفصام واعادة الالتحام لتكون انقلابات وانتقالات وما شابه ذلك ، فمن المنطق أن نعتبر الفروق بين الطرز المجموعية لكروموسومات الأنواع التى بينها قرابة قد نتجت عن سلسلة من التغيرات المتدرجة التى عدلت المظهر المرئى للكروموسومات • ولم تقدر أهمية هذه التغيرات فى التطور حق قدرها الا حديثا • كما أن معنى تأثير الموضع كظاهرة جينية أكد الحقيقة فى أن اعادة ترتيب المحتوى الجينى لا يترك الطاقات الوراثية دون تأثير ، كما كان يعتقد سابقا ، بل يخلق كروموسومات جديدة يختلف التأثير الكلى لتركيبها الجينى كما كان عليه قبل تغيير ترتيبها •

وصحيح طبعا أنه يمكن أن تقع تنظيمات كروموسومية جديدة دون تغيير المظهر المرئى الخارجى للكروموسوم ، كما أنه ليس من الضرورى أن يكون لتغير الطراز المجموعى للكروموسومات أثر هام على التركيب العاملى للفرد • غير أنه ، بصفة عامة ، يعتبر الطراز المجموعى المختلف دليلا على تغيرات أكثر عمقا وعلى مستوى خارج حدود الرؤية المجهرية • والصعوبة ان لم تكن الاستحالة فى التفرقة بين التغيرات الجينية وبين التغيرات الكروموسومية تعنى أن الاعتقاد البدائى القديم فى أن الكروموسومات ما هى الا عقد منظوم من جينات مستقلة تماما ، قد استبدل بآخر ينظر الى الكروموسوم على أنه بناء محدد ، تعتمد وظائفه المفردة والكلية ، جزئيا على الأقل ، على العلاقات المكانية لأجزاء الكروموسوم • فالتغيرات فى تتابع الجينات التى تتسبب تدريجا فى تغيير الطرز المجموعية هى عملية تطورية هامة بالرغم من أنه ليس من الممكن ، فى الوقت الحاضر تقييم معنوية كل تغير كروموسومى يحدث •

وخلال مناقشة تطور الطراز المجموعى للكروموسومات سنتناول بالبحث التغيرات فى (١) العدد الكروموسومى الأساسى (٢) شكل وحجم الكروموسومات (٣) مقدار وتوزيع الهتروكروماتين •

التغيرات فى العدد الكروموسومى الأساسى

فى أنواع ثنائية المجموعة ، يمكن أن يفرض المرء أن سلسلة من الأعداد الأحادية المجموعة ، يختلف الواحد منها عن الذى يليه بكروموسوم واحد

قد نشأت من عدد سلفى معين • غير أن تحديد العدد السلفى ليس دائما بالأمر السهل • لأن العدد الأساسى قد يتزايد أو يتناقص كما قد يعقد الصورة وجود مجموعية غير مكتملة غير مشكوك فيها ووجود تعدد مجموعى ومن الأمثلة الكلاسيكية للتعقيد السيتوتقسيمى الجنس كاريكس فى العائلة البردية حيث ان الأعداد الاحادية تتراوح من ن = ٦ الى ن = ٥٦ مع العلم بأن جميع الأعداد التى تقع بين ١٢ و ٤٣ معروف وجودها فى نوع أو أكثر (هايلبورن ١٩٤٩) •

ولا شك فى أن المجموعية غير المكتملة والتعدد المجموعى قد لعبا دورا كبيرا . ولكن الجنس كاريكس ليس بأية حال فريدا فى تباينه السيتولوجى حيث توجد مواقف مشابهة فى أجناس سيربوس واليوكاريس (النجيلية) ودرابا وبراسيكا (الصليبية) وفيولا (البنفسجية) ويوفوربيا (اليوفوربية) ونيكوشيانا (الباذنجانية) (ستبنز ١٩٥٠) • أما فى المملكة الحيوانية . حيث يعتقد أن التعدد المجموعى لم يقم الا بجزء غير هام فى عملية نشأة الأنواع . فان التباين . رغم ذلك . يسود على نحو معادل داخل الأجناس وداخل المجموعات الأعلى من الأجناس (هوايت ١٩٥٤ • ماتاى ١٩٤٩) • ففى الدروسوفلا يختلف العدد الاساسى من ٣ الى ٧ . وهناك برهان قوى (باترسون وستون ١٩٥٢) على أنه لم يكن للتعدد المجموعى دخل فى الأمر على أى نحو • وتعرض النطاطات . التى درست دراسة مستفيضة من أجل كروموسوماتها الكبيرة (هوايت ١٩٥١ ، ١٩٥٤) صورة مماثلة حيث يتباين العدد الثنائى فى الذكور (طراز XO) من ١٣ الى ٥٧ وتختلف السحالى (لاسيرتيليا) دون انقطاع تقريبا فى أعدادها الأحادية من ١٢ الى ٢٦ (ماتاى ١٩٤٩) • وهناك أجناس تعرض أعدادا أحادية واسعة الاختلاف بين أنواعها المتصلة القرابة هى سيكلوبس (القشريات) من ٣ ــ ١١ وايزاجوروس (فاسماتويدى) من ١٤ الى ٢٤ وليتورجوازا (ماتتويدى) من ٩ الى ١٧ وليثوسيروس (هتروبترا) من ٢ الى ١٥ ونيموبياس (مستقيمة الأجنحة) من ٦ ــ ١٠ وليمنوفيلوس (ترايكوبترا) من ٦ الى ٣٠ واربيا (حرشفية الأجنحة) من ٨ الى ٤٠ وميرونيس (القوارض) من ٢٢ الى ٣٠ (هوايت ١٩٥٤) • والى جانب الاختلافات فى العدد هناك اختلافات فى شكل وحجم الكروموسومات •

وقبل الدخول فى بحث ميكانزمية تطور الطرازالمجموعىللكروموسومات يحسن أن تبحث علاقة العدد الكروموسومى بالخصائص الأخرى ذات الأهمية من الناحية التقسيمية أو التطورية • وفى الحدود التى أمكن تقريرها ليست

هناك علاقة مباشرة سواء فى المملكتين النباتية أو الحيوانية بين العدد الأساسى والمركز النشوئى التسلسلى • وهناك بالتأكيد فروق بين المجموعات التقسيمية ولكن لا توجد اتجاهات واضحة ترتبط بالبدائية أو التخصص ، الا اذا درست هذه الارتباطات داخل الحدود الضيقة للعائلة أو الجنس • وعند هذا المستوى يسير اتجاه عام نحو اختزال العدد الاساسى موازيا لزيادة التخصص (انظر ما بعده) ولكن أكثر ما يثير الانتباه ارتباط العدد الأساسى مع طبيعة النمو فى النبات (ستبنز ١٩٣٨) •

والمعتقد على أساس أدلة نشوئية قوية ، أن النباتات الخشبية سلفية لأقربائها العشبية • وسيتولوجيا ، نجد أن مجموعات النباتات الخشبية ذات أعداد أساسية أعلى من الطرز العشبية بمتوسط ن= ١٢ ـ ١٣ • ولما كان العدد الأساسى لنباتات معراة البذور الخشبية هو ١١ و ١٢ والسرخسية فى مثل هذا الارتفاع أو أعلى فهناك اقتراح بأن نباتات مغطاة البذور الخشبية الموجودة الآن قد اشتقت منها أو من طرز سلفية مماثلة مع تعديل بسيط فى العدد الأساسى • ولكن لا يجب تطبيق هذه النظرية الفرضية تطبيقا دقيقا حيث ان هناك أنواعا معينة من العائلة البقولية بالأعداد الأساسية ٦ و ٧ و ٨ (سن ١٩٣٨) مما يشير الى أن بعض الأنواع الخشبية قد نشأ من تعدد مجموعى • ولكن بوجه عام ، فان الحصر الذى قام به ستبنز يجعل من الواضح جدا أن الأنواع الخشبية ذات أعداد أساسية أعلى من التى للطرز العشبية ، بمتوسط ن= ٨ ـ ٩ •

والى جانب هذا ، فانه يستدل على شدة ثبات العدد الأساسى بين الأجناس الخشبية من الحقيقة فى أنه من بين ٥١ جنسا خشبيا درست كان ٤٩ منها ذات عدد أساسى واحد • ويمكن مقارنة هذا مع الاجناس العشبية (١٥١ جنسا) حيث وجد ٥٥٪ ذات عدد أساسى واحد و ٢٨٪ ذات اثنين و ١٧٪ ذات ثلاثة أو أكثر • وقد يرجع هذا الثبات من جانب الاجناس الخشبية بمقارنتها مع الطرز العشبية الى أنها أكثر استقرارا فى طبيعة نموها وتناسبه المنتظم • ولكن الحاجة الى بيانات أكثر استفاضة وبوجه خاص من أجناس المناطق الاستوائية ، تدل على وجوب اعتبار النتائج التى استخلصت أنها حاليا مجرد مقترحات وقتية •

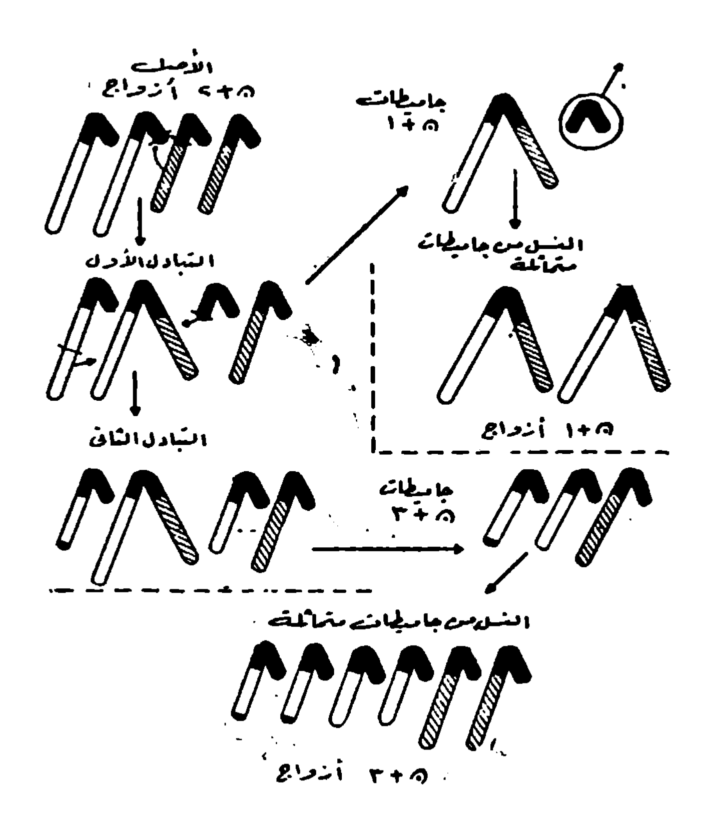
ومن ناحية أخرى ، فهناك بعض الشك فى أن التطور داخل العائلات والاجناس ، الذى يعطى مختلف الاشكال من طبيعة النمو ، تصحبه تغيرات

سيتولوجية أكبر من التطور الكروموسومى الذى يميز العائلات والرتب الجديدة • وهذا يشير الى أن عائلات ورتب مغطاة البذور قد تباينت سريعا بعد نشأتها فى الحقبة الثلاثية • وان التغيرات التطورية الرئيسية كانت داخل مجموعات أقل فى مرتبتها التقسيمية • ولم يجر حصر مماثل فى المملكة الحيوانية ، ولذلك فانه ليس من الممكن أن نقول ما اذا كانت أية صفة معينة من الحيوانات نشوئية كانت أو لم تكن ، ترتبط بثبات أو عدم ثبات سيتولوجى •

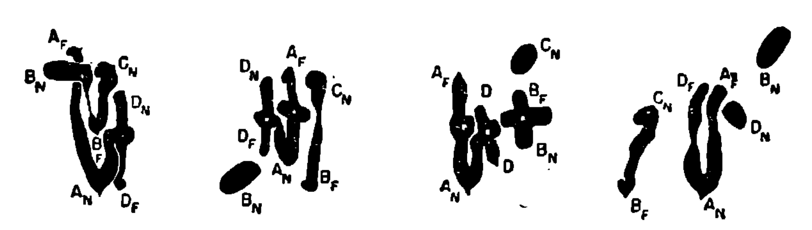
وفى الحالات التى تتضمن فقط تغيرات فى العدد الاساسى مع استبعاد التعدد المجموعى تماما ، فان المشكل الأساسى هو معرفة الأنظمة التى تؤدى الى مثل هذا التغير • وقد اقترح دارلنجتون (١٩٣٧ أ) وسيلة نظرية لتحقيق هذه الغاية • ويقترح النظام أن زيادة أو فقد كروموسومات من المجموعة الأساسية يتضمن كسب أو فقد سنترومبرات ، وأن نجاح تغير كهذا يتوقف على ما اذا كان الكروماتين المجاور للسنترومير خاملا (هتروكروماتين) أو عاملا (يوكروماتين) • وكما هو مبين بشكل ١٣ ــ ٢ فان الانتقالات المتبادلة التى تكون فيها احدى نقط الانفصام على الأقل فى منطقة خاملة يمكن أن تنقل يوكروماتين الى سنترومير لا تحمل الا كروماتينا خاملا (يحقق مثل هذا الفرض كروموسوم من الطراز B من النوع الذى يوجد فى الذرة) ليضيف كروموسوما أو يمكن أن ينقل جميع اليوكروماتين من أحد الكروموسومات الى كروموسوم آخر ومع فقد الكروموسوم المجرد والذى يصبح خاملا بعد ذلك ، يختزل العدد •

وقد تأكدت صحة نظرية دارلنجتون فى أساسها فى الكريباس كما عضدتها دراسات أنواع الدروسوفلا والنطاط والسحالى • ففى الكريباس كان الاتجاه التطورى نحو اختزال الأعداد الكروموسومية • فالأنواع التى تعتبر من وجهة النظر التقسيمية أكثر بداءة العدد الأساسى لها مرتفع (ن = ٦) بينما الأنواع الأكثر تخصصا أعدادها الأساسية ٥ و ٤ و ٣ • وقد أوضح طوبجى (١٩٤٣) عمليا أن كريباس فوليجينوزا (ن = ٣) مستمد من كريباس نجلكتا (ن = ٤) ، الشديد القرابة له أو من سلف آخر مماثل عن طريق انتقالات متبادلة (شكل ١٣ ــ ٣) • ويرمز لكروموسومات ك • نجلكتا بالحروف A_N و B_N و C_N و D_N مع معرفة أن C_N ، فى معظمه ، من الهتروكروماتين • بينما يرمز لكروموسومات ك • فوليجينوزا بالحروف

A_F و B_F و D_F حيث قد فقد العنصر C ويظهر بالجيل الأول للتهجين النوعي بينهما أثناء الانقسام الميوزى تكوين مركبين انتقاليين من الكروموسومات وقد عرف هذان المركبان على أنهما $\overline{D_N}\ \overline{D_F}\ \overline{A_N}\ A_F$ و $C_N\ B_F\ B_N$. وقد سهل تمييز كل من العناصر الكروموسومية الحقيقية فى أن كلا من النوعين استمر فى الاحتفاظ بفروق الحجم (السمك) فى الدور الاستوائى فى الهجين . ومما يسترعى الاهتمام دلالة التزاوج الكامل بين الخيوط الكروموسومية أثناء الدور الضام على وجود تناظر يكاد يكون تاما بين المجموعتين



شكل ١٣ ــ ٢ : رسم تخطيطى يوضح كيف أنه يمكن عن طريق الانتقال المتبادل لأجزاء كروموسومية غير متساوية رفع أو خفض العدد الأساسى للكروموسومات . الأجزاء السوداء من الهتروكروماتين والأجزاء البيضاء من اليوكروماتين .



شكل ١٣ ـ ٣ : تشكيلات كروموسومية فى الدور الاستوائى الأول فى الجيل الأول لهجين نوعى (كريباس فوليجينوزا × ك ٠ نجلكتا) ٠ الكروموسومات مرقومة تبعا لمصدرها وطرازها ٠ طوبجى (١٩٤٣) ٠

الكروموسوميتين بالرغم من اختلافهما فى العدد ٠ فالكروموسومان A و D، فى النوعين ، أساسا ، كاملان بالرغم من أن جزءا من الذراع القصـــــيرة للكروموسوم D_F قد انتقل الى الذراع الطويلة للكروموسوم A_N مما يعطى أثناء الانقسام الميوزى للهجين مركبا انتقاليا ٠ والكروموسوم C_N مفقود فى ك ٠ فوليجينوزا بالرغم من أن ما يكفى من طرف C_N قد انتقل الى العنصر B_F ليعطى أثناء الانقسام الميوزى المركب الانتقالى C_N B_F B_N.

وفى تحليل مماثل ، أمكن بيان أن ك ٠ كوتشيانا (ن = ٤) مستمد من ك ٠ فيتيدا (ن = ٥) أو نوع شديد القرابة به (شيرمان ١٩٤٦) ٠ وهناك من الأدلة الأخرى ما تشير الى أن عملية مشابهة قد جرت فى الجنسين يونجيا واكزيريس ، لأن الأعداد الأساسية فى الأنواع الأكثر بداءة أعلى منها فى الأنواع الأكثر تخصصا المشتقة ٠ غير أن التفاصيل الدقيقة فى هذين الجنسين لم تحلل بعد ٠

والمعتقد أنه فى الأنواع التى تحتوى على كروموسومات ثانوية خاملة وراثيا من الأسهل أن يزيد النوع من العدد الأساسى عن أن يخفضه حيث ان انتقال بعض اليوكروماتين الى هذه العناصر الخاملة يحولها فى خطوة واحدة من أعضاء غير أساسية فى الهيئة الى أعضاء أساسية فيها ٠ ومن الواضح أن التلقيح الذاتى يسهل عملية تثبيت الهيئة الكروموسومية الجديدة ٠ ولم يمكن الحصول على دليل تحليلى واضح يبين حدوث هذه العملية فى الطبيعة ولكن فى جنس آليوم من العائلة الزنبقية وفى جنس دورستنيا من العائلة التوتية تعرض الأنواع الأكثر بداءة أعدادا أساسية أكثر انخفاضا منها فى

الأنواع الأكثر رقيا ومن الممكن أن تكون المجموعية غير المكتملة المتبوعة بانتقال أجزاء من الكروماتين المكرر الى الكروموسومات الأخرى غير النظيرة مسئولة عن مثل هذه الزيادة ولكن لا يمكن التأكد من الطريقة التى حدثت بها فى غياب بيانات وراثية • غير أن ستبنز (١٩٥٠) يشير الى أن الزيادات فى العدد الأساسى المعروفة أو المشتبه بها (عددها ٦) أقل كثيرا من الزيادات التى اكتشفت بطريقة مماثلة (عددها ٢٥) ويقترح فوق ذلك ، أنه لما كان الكثير من الأنواع المتخصصة المنخفضة العدد الكروموسومى حولية فان العدد المختزل يؤدى الى زيادة الارتباط • ويزيد نتيجة لذلك درجة الثبات الوراثى للعشيرة لمدد قصيرة• وسنحتفظ ببحث هذا الموضوع مع نتائجه التطورية الى باب قادم عن التعدد المجموعى •

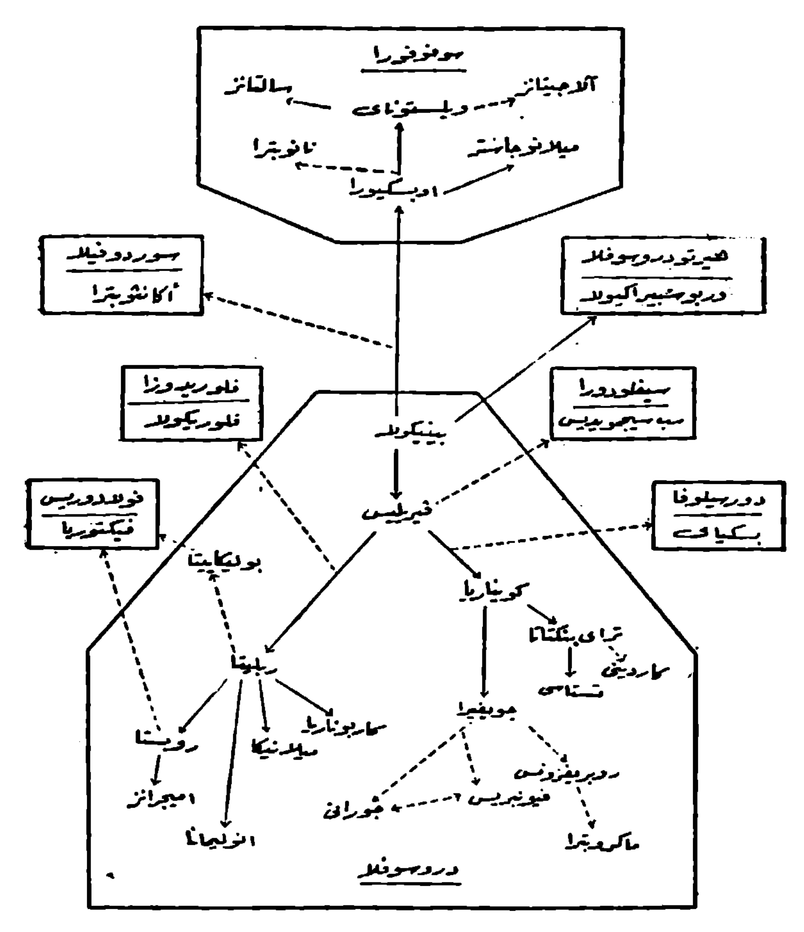
وقد درست باستفاضة تغيرات الأعداد الأساسية فى الدروسوفلا (باترسون وستون ١٩٥٢) • ويدل طابع التغير على أن اختزالات العدد كثيرة (فى ١٢٨ من ٢١٥ نوعا وصورة معروفة سيتولوجيا) بينما الزيادات نادرة فلا يعرف منها الا حالة واحدة فى د • ترايسبابنا • والعدد الأساسى البدائى هو ستة • ويتألف من خمسة كروموسومات عصويةذاتسنترروميرات طريفية وكروموسوم كالنقطة • وهذه الهيئة تتمثل فى الأنواع مثل فيريليس وفيونبريس وريبليتا وترايبنكتاتا • غير أن الأغلبية العظمى من الأنواع تعرض هيئة معدلة وتنشأ الاختلافات عن طريق التحامات سنتروميرية وانقلابات شاملة للسنترومير وانتقالات وانتقاصات أو زيادات فى كمية الهتروكروماتين • ويمثل الشكل ١٣ ـ ٤ العلاقات داخل الجنس من ناحيتى النظر التقسيمية والسيتولوجية • ولكنه من ناحية أخرى ، لايكشف الخطوات الحقيقية التى تحدث بها مثل هذه الاختلافات • والمعتقد أن كثيرا من الهيئات الكروموسومية الوسطية قد فقدت أو لم تكتشف بعد ، وعن التكوين على خطوات فانه لا يمكن الا التكهن به فى كثير من الحالات •

غير أنه يمكن ، فى شكل ١٣ ـ ٥ رؤية بيان الكيفية التى يتحقق بها هذا فى مجموعة فيريليس ، وهى مجموعة من أنواع أو نويعات شديدة القرابة• ويمكن رؤية أنه الى جانب الانقلابات التى غيرت من ترتيب الجينات داخل الكروموسومات وكذلك انقلاب شامل للسنترومير فى الكروموسوم الثانى فى النويعات البدائى الثالث ومونتانا ولاسيولا يحوله من كروموسوم عصوى الى عنصر صغير على شكل V وكانت التغيرات الرئيسية هى التحاما سنتروميريا

بين الكروموسومين الثانى والثالث ليعطى كروموسوما كبيرا على شكل V فى تكساانا وأمريكانا والتحاما مماثلا فى أمريكانا بين الكروموسوم X والكروموسوم الرابع . وهذا الالتحام الأخير فى أمريكانا يتسبب فى احداث تعديل فى نظم كروموسومات الجنس (ستناقش فى الباب التالى) وتعرض د . ليتوراليس ، وهى من أفراد هذه المجموعة أيضا التحام سنتروميرى مخالف بين الكروموسومين الثالث والرابع ، الى جانب انقلاب شامل للسنترومير فى الكروموسوم Y يحوله الى عنصر على شكل J وقد أمكن اجراء هذه التحاليل بسبب امكان التهجين بين هذه الأنواع مما يسمح بتحليل التزاوج وتتابع الشرائط فى كروموسومات الغدد اللعابية . وهذا نوع من الدراسة يستحيل اجراؤه تماما فى النباتات .

والالتحامات السنتروميرية هى ببساطة طراز من الانتقال يشمل كل الذراع اليوكروماتينى فى الكروموسومات العصوية . ويظهر أنه خاص بالمملكة الحيوانية ويكثر أيضا فى مستقيمة الأجنحة (هوايت ١٩٥٤) وفى سحالى لاسرتيليا (ماتاى ١٩٤٩) . والانتقالات التى تشمل جزءا فقط من الذراع نادرة جدا فى الدروسوفلا . ولم يستتب منها ، الا انتقال واحد فى د . أناناس كجزء ثابت من الهيئة الكروموسومية (كاوفمان ١٩٣٧) . وهو يشمل تبادلا بين الكروموسوم X والكروموسوم الرابع وأدى الى نقل المنظم النويى والموقع قصير الاشواك bb من الكروموسوم X الى الكروموسوم الرابع . ولما كانت هذه المنطقة موجودة أيضا فى الكروموسوم Y فالحالة أيضا استقرار لاضافة فوق مجموعية فتتمثل هذه المنطقة ثلاث مرات فىالذكر ومرتين فى الانثى .

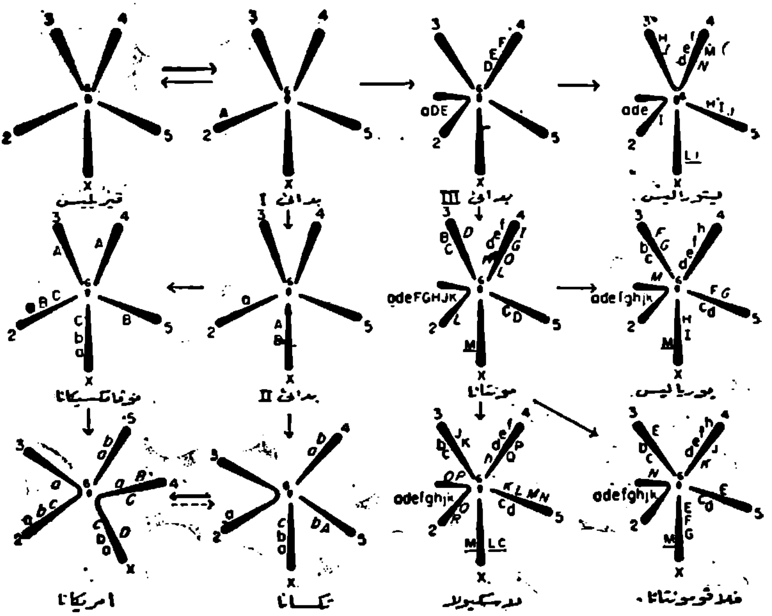
غير أن الالتحامات السنتروميرية تكون ممكنة أكثراحتمالافى الدروسوفلا من باقى طرز الانتقالات بسبب الكتلالكبيرةمن الهتروكروماتين السنتروميرى فلا يحدث فقد السنترومير مع الهتروكروماتين المجاور تأثيرا ملحوظا على الحيوية . ويمكن نتيجة لذلك أن يكون تحمل فقده أيسر كثيرا من تحمل فقد يوكروماتين . كما أن الزيادة الواضحة فى قابلية الهتروكروماتين للانفصام بالمقارنة مع اليوكروماتين قد تميل الى ترجيح كفة الالتحامات السنتروميرية ، ولو أن هذا لا يمكن أن يكون حجة صحيحة اذ أن كثيرا من النباتات يحتوى على هتروكروماتين سنتروميرى ومع ذلك لا نجد التحامات سنتروميرية .



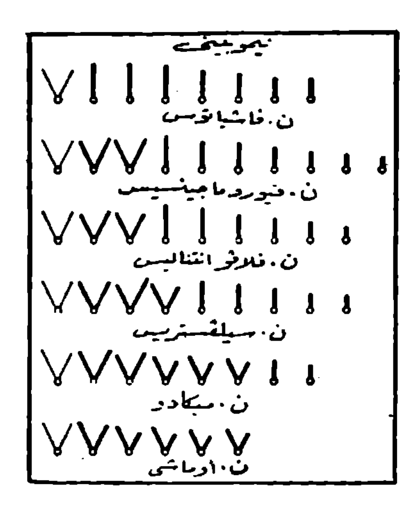
شكل ١٣ ــ ٤ : بيان تخطيطى لعلاقات النشأة التسلسلية فى جنس الدروسوفلا • لم يمثل هنا غير الأنواع الرئيسية ومجموعات الأنواع •

وبالمثل قد غيرت الالتحامات السنترومبرية من العدد الأساسى فى مستقيمة الأجنحة • وهذا صحيح بصفة خاصة فى النطاطات قصيرة القرون (آكريديدى) حيث نجد أن عدد الأذرع الكروموسومية ثابت تماما فى حين أن ذلك ليس ضروريا بالنسبة لعدد الكروموسومات • فمثلا فى كريبتوساكاى وهى تحت مجموعة من الآكريديدى ٢ ن = ٢٣ فى الذكور فى غالبية الأنواع وجميع الكروموسومات عصوية الشكل • وفى هذه المجموعة تظهر الكروموسومات التى على شكل V فى أعداد تصل الى ثلاثة . وتتضمن

التحـامات بين أوتوسـومين أو بين أوتوسوم وكروموسـوم X ، وبهـذا ينخفض العدد الأساسى ، بينما قد حدث فى أنواع أخرى فقد حقيقى لأذرع • والظاهر أن كلتا العمليتين تدخل فى تعديل المجموعات الكروموسومية فى أنواع نيموبيوس (شكل ١٣ ـ ٦) حيث نجد اختلافات فى عددالكروموسومات العصوية والتى على شكل V وكذلك فى العدد الكلى للأذرع • وفى الحالات التى يستحيل فيها تحليل التزاوج الميوزى فى هجن الأنواع أو فى طـراز كروموسومات الغدد اللعابية ، فانه لا يمكن التقرير على نحو مؤكد ، ما اذا كانت الكروموسومات التى على شكل V قد نشأت عن طريق الالتحامات السنترومبرية أو عن طريق الانقلابات الشاملة للسنترومير ، الا اذا أمكن استخدام أطوال الأذرع فى العناصر التى على شكل V فى التمييز بين الطرازين من التغيرات • ومن ناحية أخرى ، يميل الغياب النسبى للانقلابات فى النطاطات الى ترجيح كفة الالتحام على أنه السبب الأساسى فى الخفض وتغيير الشكل • وهو رأى استخلصه ماتاى (١٩٤٩) أيضا للحالة فى السحالى•



(شكل ١٣ ـ ٥) النشأة التسلسلية للكروموسومات فى مجموعة أنواع دروسوفلا فيريليس • الكروموسومات معرفة بأرقام فيما عدا الكروموسوم X وقد بينت الانقلابات بحروف كبيرة فى النوع الذى حدثت فيه لأول مرة وبحروف صغيرة بعد ذلك • ويمكن ادراك الالتحامات السنترومبرية (الانتقالات) من الاتحاد بين كروموسومين (مثلا ، الالتحام ٣ ـ ٤ فى النوع ليتوراليس) • ويوجد انقلاب شامل للسنترومير فى الكروموسوم الثانى فى الأنواع الستة التى الى يمين الشكل •



(شكل ١٣ ـ ٦) تخطيطات ممثلة للمجموعة الكروموسومية الأحادية (أيديوجرامات) فى أنواع مختلفة لصرصور الغيط من الجنس نيموبيوس • وفى جميع الحالات نجد الكروموسوم X الى اليسار •

وهناك تغيرات أخرى فى العدد الأساسى تشمل فقدا أو زيادة فى عدد الكروموسومات الدقيقة أو التى كالنقطة • ويتسبب صغر حجمها ، والصعوبة فى تمييز الكروموسومات الهتروكروماتينية الاضافية من اليوكروماتينية الضرورية ، فى التشكك فى استبعادها عند فقدها أو أصل نشأتها عند اكتسابها • ففى الدروسوفلا ترايسبايناً ، وهو النوع الوحيد فى الجنس الذى يعرف أن مجموعته الأحادية تتكون من سبعة كروموسومات ، الكروموسوم الزائد عبارة عن كروموسوم صغير أكبر نوعا ما من العنصر الشبيه بالنقطة المعتاد وجوده فى كثير من الأنواع ، ويقترح باترسون وستون (١٩٥٢) أنه قد نشأ كسنترومير « سائبة » حرر نتيجة التحام سنتروميرى بين كروموسومين عصويين مع فقد الكروموسوم V والاحتفاظ بالسنترومير « الحرة » مع بعض الكروماتين المتصل بها • والمعتقد أن الكروموسوم Y الحامل يمكن أن يخدم كمصدر لسنترومير اضافية ، ولكن للآن لم تعرف حالته على وجه التأكيد حيث انتفع فيها بهذا النوع من التغير • وفى الحالات التى فقد فيها الكروموسوم الشبيه بالنقطة ، كما هو معروف فى عدد من أنواع الدروسوفلا ، ليس من المؤكد ما اذا كان قد فقد كلية دون تأثير على الحيوية أو ما اذا كانت أجزاؤه الأساسية قد انتقلت الى الكروموسومات الأخرى عن طريق الانتقال •

التغيرات فى الشكل والحجم النسبى للكروموسومات

يتضح مما سبق ذكره قبل هذا أن التغيرات فى شكل الكروموسومات تجرى عن طريق الانقلابات الشاملة للسنترومير والانتقالات • وقد تغير التكرارات أو الاقتضابات الشكل أيضا ، ولكن لا تحدث الانقلابات غير الشاملة للسنترومير الا تعديلا لترتيب الجينات داخل الأذرع • ويظهر أن الالتحامات السنتروميرية هى بنوع خاص طريقة سائدة للتغير الكروموسومى فى الحيوانات ، أما فى النباتات فان معظم الانتقالات التى حللت جيدا تشمل جزءا فقط من الذراع وليس جميعها ، وليس هناك دليل جازم واضح يبين سبب وجود مثل هذا الفرق • وتحدث أيضا تغيرات فى الشكل عندما تنفصم الكروموسومات التى على شكل V ليعطى كل منها كروموسومين عصويين • وهناك أدلة على حدوث هذا فى الحيوانات ولكن لا يعرف ما اذا كانت السنترومير الاضافية اللازمة لهذه العملية هى بالفعل سنترومير «جديدة» قد تكون مستمدة من كروموسوم اضافى هتروكروماتينى أو أن السنترومير الأصلية قد انفصمت لتعطى سنتروميرين صغيرين ولكنهما رغم ذلك عاملتان • والمعروف أن السنتروميرات الطرفية ، كما بين رودز (١٩٤٠) ، غير مستقرة على الأقل فى الذرة ، ولكن ربما يتحقق لها الاستقرار فى آخر الأمر •

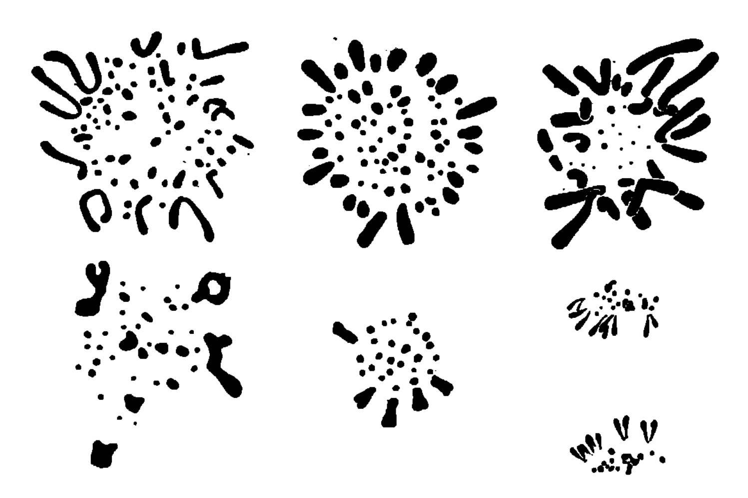
وبالطبع تحول الالتحامات السنتروميرية كروموسومين غير متماثلين الى كروموسوم واحد متماثل حيث انه ، تبعا لهوايت (١٩٥٤) ، يوجد ميل للأذرع المتساوية الطول أن تشملها هذه العملية ، وكما يدل الشكل (١٣ ــ ٥) ، اذا فرض أن الأنواع ذات الكروموسومات العصوية بدائية ، فانه يبدو أن التطور فى الدروسوفلا على الأقل ، يكون اتجاهه نحو التماثل (أى نحو تكوين كروموسومات على شكل V) • ولكن على الرغم من أن دراسة ماتاى (١٩٤٩) للسحالى ودراسة هوايت (١٩٥٤) فى مستقيمة الأجنحة تؤيدان هذه النظرية فان دراستيهما لا تسمحان بسريان هذا التعميم على جميع المجموعات الحيوانية • الا أنه يبدو فى النباتات أن عدم التماثل ، وليس التماثل ، هو الذى يلازم ازدياد التخصص ويسير معه ، فنجد أشد الأنواع بداءة ذات كروموسومات من الطراز المتماثل بينما الأنواع المتخصصة كروموسوماتها من الطراز غير المتماثل (عصوية أو على شكل J) (ستبنز ١٩٥٠) • وهذا واضح من دراسات الكريباس (بابكوك ١٩٤٧) التى

يظهر فيها أن عدم التماثل متلازم ليس مع اختزال العدد الكروموسومى فقط ولكنه متلازم أيضا مع زيادة التخصص فى الأجزاء الزهرية والخضرية •

وهذا الاتجاه ليس مطلقا ، ولكن يعرف من الحالات ما يكفى لأن يشير الى أن الأمر ليس عديم المعنوية • فمثلا فى الفيشيا (العائلة البقولية) نجد أن الأنواع المعمرة ذات طرز مجموعية متماثلة الأذرع ، فى حين أن الحولية غير متماثلة الأذرع • ففى العائلة الزنبقية نجد أن ليليوم ونيفوفيا وآليم ، بصفة عامة ، متماثلة الأذرع وبدائية فى حين أن يوكا وآجاف وهاورثيا ونوثوسكوردوم متخصصة وغير متماثلة الأذرع • فاذا كانت الحال هى كما يبدو فى أن الالتحامات السنترومبرية هى القاعدة فى الحيوانات وأن الانتقالات غير المتساوية هى الأكثر وقوعا فى النباتات ، فان هذا يفسر الاتجاه فى الطرز المجموعية نحو التماثل وعدم التماثل فى الحيوان والنبات على الترتيب •

ويتوقف شكل الكروموسومات الميتوزية فى الدور الاستوائى أيضا على وجود أو غياب اختناقات بها وموضعها • فالاختناق الأولى هو ، بالطبع ، الناتج عن السنترومير والذى يفصل الذراعين • أما الاختناق الثانوى فيتصل بتكوين النوية ويؤدى الى تكوين تابع أو دالية من أحجام مختلفة • وقد يؤدى تغيير موضع المنظم النويى عن طريق انتقال كما حدث فى دروسوفلا اناناس ، الى تعديل الطراز المجموعى • كما أنه يمكن تعويق أو تشجيع تكوين النوية ، كما أوضح نافاشين (١٩٣٤) تبعا لدرجات قوة المناطق المشتملة ، أو قد تنقسم المنطقة مع بقاء كلا الجزءين عاملين كما بينت ماكلنتوك (١٩٣٤) ، وكلتا الظاهرتين ينتج عنهما تغيير شكل كروموسومات الدور الاستوائى •

وقد استعمل هوايت (١٩٥٤) الاصطلاحين ، التماثل وعدم التماثل فى الطرز المجموعية ، بمعنى مخالف للدلالة على الاختلافات فى الأحجام النسبية للكروموسومات فى نفس الطراز المجموعى • والى جانب الكروموسومات الاضافية الهتروكروماتينية والتى ، تكون بصفة عامة ، أصغر حجما من الكروموسومات العادية ، ولو أن ذلك ليس حتما ، فان الكروموسومات الدقيقة منتشرة فى المملكتين النباتية والحيوانية (شكل ١٣ ـ ٧) • فجنس الآجاف واليوكا وكلاهما من الصور المتخصصة بهما خمسة كروموسومات كبيرة و ٢٥ من الكروموسومات الأصغر كثيرا فى الحجم • وتقع الكروموسومات الشبيهة بالنقطة التى توجد فى كثير من أنواع



(شكل ١٣ ــ ٧) الكروموسومات الصغيرة والكبيرة فى انواع الطيور والنباتات أثناء الدور الاستوائى الأول مبينا الطريقة التى تميل بها الكروموسومات الصغيرة الى التجمع فى وسط المغزل . (أعلى الى اليسار) أوشيانودروما ليكوروا (بروسللاريبدى) . (أعلى فى الوسط) ميلوبسيتاكوس أنديولاتوس (بسيتاسيدى) . (أعلى الى اليمين) كيوكيولوس كانوروس (كيوليوليدى) (أسفل الى اليسار) آناس بلاتيرينكا (أناتيدى) . (أسفل فى الوسط والى اليمين) الدور الاستوائى الأول والدور الانفصالى الأول فى يوكا فلاسيدا (الزنبقية) .

الدروسوفلا ضمن فئة الكروموسـومات الدقيقة . فى حـين أن الكثير من الفقاريات تظهر كلا النوعين من الكروموسومات الكبيرة والدقيقة (ماتـاى ١٩٤٩) . ومثلا فى السحالى يظهـر طرازان مجموعيان مميـزان (١) ففى الجيكونيدى واليوبليفاريدى والسنسيدى واللاسيرتيدى توجد سلسلة متدرجة من الكروموسومات . من الكبير الى الصغير ، بينما (٢) يوجد فى المجموعات الحيوانية الأخرى مثل ايجوانيدى وزونيوريدى وجيرهوسوريدى طرز مجموعية تحتوى غالبا على كروموسومات كبيرة على شـكل V مع كثير من العناصر الصغيرة (شكلا ١٣ ــ ٨ و ١٣ ــ ٩) . وكأنما قد تحول معظم الكروماتين الى الكروموسـومات الكبـيرة بحيث لا تزيد الكروموسـومات الصغيرة على السنترومبرات الا قليلا .

وليس من المؤكد ما اذا كان هناك أتجاه تطورى أم لا . وحتى فى حالة وجـوده فان المزايا الانتخابية لن تكـون واضحـة مباشرة . ومن الجلى أن للكروموسومات حدا من الوجهه الميكانيكية لأقصى حجم لها ولكن لايوجد حد ظاهر لأدنى حجم يصل اليه الا أن تكون تحركاته على المغزل ثابتة لا تتغير

(شكل ١٣ ــ ٨) تخطيطات ممثلة للمجموعات الكروموسومية الأحادية في مجموعتين من السحالى .

(شكل ١٣ ــ ٩) تخطيطات ممثلة للمجموعات الكروموسومية الأحادية لعشر مجاميع من السحالى .

في حالة وجود كروموسومات من حجوم مختلفة ، فان الكروموسومات الصغيرة تتجمع عادة في وسط المغزل والكروموسومات الكبيرة تحتل الحوافى.

والمعتقد أن هذا الترتيب يعكس توافقا لتنظيم الكروموسومات على القرص الاستوائى بطريقة ميكانيكية مرضية ·

وقد سبق ذكر الفروق المطلقة فى حجم الكروموسومات فى الباب الخامس ويلزم هنا فقط بحث ما يمكن أن تتضمنه من الوجهة التطورية · فمثلا ، لايوجد سبب واضح لأن تكون الكروموسومات كبيرة فى مستقيمة الأجنحة والبرمائيات وصغيرة فى الفقاريات ، وكبيرة فى النباتات وحيدة الفلقة وصغيرة فى ذات الفلقتين ودقيقة فى الفطر والبكتريا · ومن الواضح أن حجم الخلية يرتبط مباشرة بعدد وحجم الكروموسومات ومقدار DNA لكل نواة (ميرسكى وريس ١٩٥١ أ) ، ولكن لا يعرف ما هو السبب الابتدائى وما هو الأثر الثانوى ، غير أن ستبنز (١٩٣٨ ، ١٩٥٠) قد بين أن اتجاهات معينة قد تتيسر ملاحظتها من الوجهة النشوئية وذلك بصفة خاصة داخل العائلات والى حد قليل داخل الأجناس ·

ومن الممكن أن تؤثر الظروف الغذائية (بيرس ١٩٣٧) ودرجة التعدد المجموعى (مانتون ١٩٥٢ ، ووكر ١٩٣٨) والظروف الوراثية (توماس ١٩٣٦) على حجم الكروموسومات · وبالتأكيد ، قد بين طوبجى (١٩٤٣) فى الهجين (كريباس نجلكتا × كريباس فوليجينوزا) ان تحديد الحجم لابد أن ينبع من الكروموسوم نفسه وليس من مصدر أعم فى النواة · الا أنه فى بعض المجموعات المعينة قد تحدث زيادة أو نقص فى الحجم ·

وعلى نحو عام جدا ، فان البداءة أشد تلازما من الوجهة النشوئية مع الحجم الأكبر للكروموسومات عنها مع ازدياد التخصص · وقد سبق أن بينا هذا فى الكريباس (شكل ١٣ ـ ١) حيث نجد كروموسومات الحوليات أصغر من كروموسومات النباتات المعمرة · وهذا صحيح لأجناس العائلة المركبة القريبة من الكريباس وفى الديانثاس فى العائلة القرنفلية (كاريوفيلاسى) وفى بعض أجناس العائلة النجيلية والعائلة الوعلانية (الكوملنية) · ويوجد نفس الاتجاه فى السراخس (الخنشارات) (مانتون ١٩٥٢) فنجد العائلة الازمندية البدائية ذات أكبر حجم فى الكروموسومات والعائلة البولبيودية وهى أكثر تقدما ذات كروموسومات متوسطة الحجم بينما العائلة السالفينية الأكثر تخصصا ذات أصغر حجم فى الكروموسومات. ومن ناحية أخرى ، فقد يصحب التخصص زيادات فى حجم الكروموسومات

كما هى الحال فى أعضاء معينة من عائلات الحمضية والصليبية والبقلية والاوناجرية ٠

وعند مقارنة طبيعة النمو فى النباتات وجد أن الأنواع الخشبية ذات كروموسومات أصغر من أقاربها العشبية ٠ ويعتبر ستبنز أن هذا الاتجاه يتصل بمورفولوجى الخشب حيث ان بوادى الكامبيوم التى تعطى الخلايا الليفية ذات أبعاد عرضية صغيرة ولهذا يلزمها كروموسومات صغيرة ولو من أجل اعتبارات ميكانيكية فقط ٠ وربما يبدو أن الثبات النسبى للنسبة النووية السيتوبلازمية قد يتطلب هذا ، وعليه يكون هناك انتخابات للحجم الصغير ٠ ومما يدعم هذا ، الحقيقة فى أن رتبة المخروطيات التى لا توجد بها ألياف وبوادى الكامبيوم بها كبيرة نسبيا وثابتة الحجم فان كروموسوماتها متماثلة الأذرع وأيضا كبيرة الكروموسومات نوعا وكذلك فان أكثر مغطاة البذور الخشبية بداءة ، كما فى العائلة المجنولية ذات كروموسومات أكبر من كروموسومات النباتات الأكثر تخصصا والتى تحتوى على جهاز كبير من الخلايا الليفية فى الخشب ٠

ويشير ستبنز (١٩٣٨) أيضا الى أنه يوجد بين مغطاة البذور الخشبية ثبات للكروموسومات من درجة أعلى بكثير من التى تظهر بين الطرز العشبية ٠ ويمتد هذا الثبات الى العدد الأساسى الذى يميل الى أن يكون ، بصفة عامة ، أعلى نوعا من الأنواع العشبية المتصلة القرابة ، وكذلك بالنسبة للحجم والشكل ٠ ويتضح أيضا الثبات الداخلى ، أى التجانس فى الطابع الجينى من الحقيقة فى أن الهجن النوعية تظهر غالبا سلوكا ميوزيا منتظما وخصوبة عالية ٠ فمثلا فى الجنس بلاتاناص ، فان الهجين بين ب ٠ أوكسيد ـ انتاليس و ب ٠ أوريانتاليس وهما نوعان يستوطنان أمريكا الشمالية الشرقيه وأوروبا الغربية على التوالى ، وقد استمر انفصالهما بعضهما عن بعض منذ الحقبة الثلاثية ، يظهر بينهما تزاوجا ميوزيا منتظما ودرجة عالية من الخصوبة مما يدل على ثبات كروموسومى غير عادى ٠ وتظهر الرودندرونات فى شرقى آسيا وأمريكا الشمالية الشرقية ثباتا مماثلا بالرغم من مواطنها الواسعة التباعد وفترات انفصالها الطويلة ٠

ونوع آخر من التغير الذى ينشأ عنه تباين فى الطرز المجموعية هو كسب أو فقد للهتروكروماتين ٠ وفى الحالات التى يوجد فيها كميات كبيرة من

الهتروكروماتين فى الطراز المجموعى فانه يمكن تحقيق تغيرات فى الشكل وفى الحجم وفى عدد الكروموسومات دون تضحية لأجزاء يوكروماتينية ، وكما بينا سابقا فان الالتحامات السنترومرية فى الحيوانات ، والتى يحتمل أن تشمل المناطق الهتروكروماتينية فقط ، ليست ذات تأثير شديد على الفرد ٠ وعلى هذا النحو فان من المرغوب فيه ، من الوجهة التطورية ، وجود كمية معينة من الهتروكروماتين كعامل أمان يسمح بدرجة أكبر من التباين فى الطراز المجموعى عما يمكن فى نظام خال من المرونة مكون فقط من اليوكروماتين ٠ ولربما أيضا أن أنواع الترادسكانتيا فى أمريكا الشمالية التى لا تحتوى على هتروكروماتين ظاهر مع طراز مجموعى متماثل الأذرع وتقريبا ثابت دون تباين ، وتعوزها المرونة اللازمة لتغير الطراز المجموعى فيما عدا ما يمكن أن يحدث عن طريق الانقلابات ٠ وهذا النوع الأخير من التغيرات منتشر انتشارا واسعا فى كل الجنس (أندرسون وساكس ١٩٣٦ ، ودارلنجتون ١٩٣٧ ، سوانسون ١٩٤٠) ولكن قليلا ماتصادف فى الطبيعة أنواع التغيرات الأخرى ، رغم أنها تحدث تلقائيا بمعدلات مرتفعة نسبيا (جايلز ١٩٤٠ ، ١٩٤١) ٠ ومن ناحية أخرى فان أجناس العائلة الكوملينية مثل كاليسيا وكامبيليا وكوميلينا وسيانوتيس وغيرها الأكثر تخصصا ذات كروموسومات غير متماثلة الأذرع وصغيرة جدا فى الغالب مما يشير الى أن المقدرة على التغير موجودة فى العائلة كما أن ريو ، وهو جنس آخر قريب للترادسكانتيا ، مشهور بأنه خليط للانتقال ٠

وفى مجموعات أنواع كل من الدروسوفلا والنطاط قد يتسبب كسب أو فقد الهتروكروماتين فى تغير شكل الكروموسومات الى حد كبير ٠ فقد أمكن تمييز سبعة طرز مختلفة للكروموسوم Y ، هتروكروماتينية تماما ، فى دروسوفلا سودوأبسكيورا (دوبزانسكى ١٩٣٥) ٠ وتختلف هذه الطرز فى توزيعها الجغرافى ، ثلاثة منها واسعة الانتشار والأربعة الباقية تحتل أماكن محدودة ٠ وفى مجموعة أنواع ريبليتا ، وجدت فى دروسوفلا ميلانوجاستر باليا فى تشكيلات كروموسومات الدور الاستوائى ثلاث أذرع هتروكروماتينية ، فى حين أن دروسوفلا ريبليتا خالية منها ٠ ومع ذلك لم يكشف تحليل كروموسومات الغدد اللعابية الا عن وجود انقلاب واحد رئيسى يفصل بينهما ولا يعرف بالتأكيد من أين جاء الهتروكروماتين الاضافى فى د ٠ ميلانوبالبا ٠ ولكن تدل الحقيقة على أن باترسون وستون (١٩٥٢) أدرجا فى هذا الجنس ٢٨ مثلا لاضافات هتروكروماتينية ، على أن

هذه العملية ليست ظاهرة تطورية غير عادية لتباين الطرز المجموعية ٠ ويستدل أيضا على عدم ثبات العناصر الهتروكروماتينية من التباين الموجود فى كروموسومات الطراز B فى الذرة وفى الكروموسومات الاضافية الهتروكروماتينية فى الشيلم ٠

وفى الحشرات المستقيمة الأجنحة ، فان وجود الكروموسومات النظيرة المختلفة الشكل (وحدات ثنائية غير متكافئة) فى الانقسام الميوزى فى كثير من أنواع النطاط لدليل على قدر كبير من تعدد الأشكال الكروموسومية (هوايت ١٩٥٤) ٠ ويوجد هذا التباين داخل الأنواع وفيما بينها ، والفرض المنطقى أن للهتروكروماتين دخلا فى ذلك ٠ والمعتقد ، أن لهذا النوع من تعدد الأشكال الكروموسومية أهمية تلاؤمية (حيث المفروض أنها كانت تستبعد من العشيرة لو أنها كانت محايدة أو ضارة) ٠ وفى الجنس ترايميزوبتريس هناك مايشير الى أن هذه العملية حديثة النشأة ٠ ففى الجزء الأكثر بداءة من الجنس ، نجد جميع الكروموسومات طرفية (أى أن السنترومترات قرب أطراف الكروموسومات) فى حين أنه فى الأنواع الأكثر تقدما يظهر بوضوح بالغ زحزحات سنترومترية وتعدد للأشكال الكروموسومية ٠ ويدل وجود التباين داخل النوع على أن الظاهرة لم تثبت بعد بالرغم من ان درجة التباين تختلف بين الأنواع وكذلك من عشيرة الى أخرى داخل النوع ٠

ومما سبق ذكره ، يتضح فى جلاء مقنع ، أن للكروموسوم تطورا خاصا بذاته خلاف مانعرف للآن أنه يتصل بالتغير الجينى ٠ كما أن بعض الاتجاهات النشوئية المعينة تكون مصحوبة بتغيرات كروموسومية ، الا أن الوقت لايزال مبكرا لأن نقرر ما اذا كانت هذه العلاقات عشوائية أم سببية ٠ ونحن فى حاجة الى دراسات كالتى أجريت على أنواع الدروسوفلا والكريباس لكى نفهم تماما تغير الطوابع المورفولوجية للطرز المجموعية من وجهة النظر التطورية ٠ فى حين يلزم القيام بعمل احاطات مسحية فى المجموعات الحيوانية كالتى أجراها ستبنز (١٩٣٨) فى المملكة النباتية ٠ وهناك مثلا ، فجوة واضحة جدا فى معلوماتنا عن سيتولوجى الرئيسيات (بريميتات) على الرغم من الثروة فى المواد والهجن النوعية فى حدائق الحيوان ٠ غير أن البيانات التى تراكمت بالفعل تدل على فائدة طرق الموضوع عن سبيل السيتولوجى المقارن الى جانب الوراثة وكيمياء الخلية ، وذلك جدير بأن يكشف بتفصيل أكبر المرونة التى تتمتع بها المواد الوراثية فى الخلية ويكشف كذلك جميع تحديداتها ٠

الباب الرابع عشر

تطور أنظمة تعيين الجنس

كروموسوم الجنس أو كروموسوم X عنصر كروموسومى من عناصر الطراز المجموعى وهو موجود بطريقة أو أخرى فى معظم الحيوانات الراقيه ان لم يكن فى جميعها وفى كثير من الأنواع النباتية ٠ وقد أدرج ألن (١٩٤٠) ٧٠ نوعا من مغطاة البذور منتشرة وموزعة على ٢٥ عائلة أبلغ فيها عن وجود كروموسومات للجنس يمكن تمييزها . فى حين لم يمكن فى ٤٦ من الأنواع الثنائية المسكن بحثت سيتولوجيا ، تمييز مثل هذه العناصر (معروف ٥٠٠٠ نوع أو أكثر ثنائية المسكن فى مغطاة البذور) ٠

وقد يوجد الكروموسوم Y أو قد لا يوجد ، وهو عادة قرين للكروموسوم X فى التزاوج ٠ ومن النادر ، كما فى الميلاندريوم ، أن يكون للكروموسوم Y دور ايجابى فى تعيين الجنس ٠ كما أن وجود الطراز XO بكثرة فى مجموعات منفصلة واسعة التباعد يدل على أن الكروموسوم Y قد تكرر فقده أثناء التطور ٠ والى جانب تباينه الشديد فى الشكل والحجم حتى داخل النوع الواحد ، كما هى الحال فى دروسوفلا سودو ـ أوبسكيورا ، فان طبيعته الهتروكروماتينية التامة أو الجزئية تدل على أنه من الممكن الاستغناء عنه ، الى درجة معينة ، وأن الاحتفاظ بالكروموسوم Y لا يكون ضروريا الا فى حالة احتياج الكروموسوم X الى قرين للتزاوج لكى يكون توزيعه طبيعيا أثناء الانقسام الميوزى أو فى الحالات التى لا يزال يملك فيها الكروموسوم Y وظائف وراثية ذات طبيعة أساسية ٠

وقد مرت كل من كروموسومات X وكروموسومات Y بعملية تطورية حتى حصلت على خصائصها المميزة لها ٠ والى الآن لا يعرف التتابع الايجابى ، فى مجموعة من الكائنات المتصلة القرابة ، للخطوات التى تكشف الطريقة التى يتحول بها أحد الاتوسومات غير المميزة الى كروموسوم X

أو كروموسوم Y عالى التميز ، ولكن أمكن ادراك مايكفى من الأمثلة المختلفة فى درجات التميز لكى يسمح بوضع نهج دقيق مقبول للأحداث التى يمكن أن تؤدى الى مثل هذه النتيجة النهائية ·

والاستحداث التجريبى للحالة الثنائية الجنس (الثنائية المسكن) من حالة خنثية (أحادية المسكن) سابقة ، كما تحقق عدة مرات فى الذرة (امرسون ١٩٢٤) ، (جونز ١٩٣٩) ، وكذلك نقل تعيين الجنس من كروموسوم الى آخر فى السمك ، ليبستس (وينجى ١٩٣٢) ، يؤكد الحقيقة فى أنه بينما نجد أن فصل الجنسين ثابت تقريبا فى الحيوانات الراقية فان الحصول عليه ، رغم ذلك ، من الحالة الخنثية سهل نسبيا ، على الأقل تحت الظروف التجريبية · وعلى العكس من ذلك ، فان الرجوع الى الخنثية من الحالة الثنائية للجنس فى أنواع معينة من الجوفمعويات والديدان الأسطوانية وشوكيات الجلد (تتميز هذه القبائل بكونها غالبا ثنائية الجنس) يدل على أن تكوين نظام كروموسومى لتعيين الجنس لا يضمن الفصل الدائم المطلق للجنسين · وهذا صحيح ، بنوع خاص ، فى النباتات حيث يبدو أن الحالة الثنائية المسكن معرضة للارتداد بسهولة الى الحالة الخنثية (الأحادية المسكن) عن طريق الطفور أو التأثير البيئى (لووينج ١٩٣٨ ، آلن ١٩٤٠) ·

غير أن وجود جنسين منفصلين لا يعتبر بأى حال دليلا على وجود أساس كروموسومى أو وراثى لتعيين الجنس · وطبعا فى الكائنات الخنثى يعتبر تكوين البيضات والاسبرمات بكل جلاء موضوع تميز هستولوجى · فالتطور الجاميطى فى نبات الموس فيوناريا ، مثلا ، يعطى انثريدات واسبرمات على الفروع القمية بينما تعطى الفروع الجانبية اووجونيات (أركيبجونيات) وبيضات · والظاهر أن التميز الجنسى يتعين عند وقت التفرع ، والطور البوغى الثنائى المجموعة فى هذا الجنس محايد · أما الطحلب ، كوديوم ، فيعرض صورا متباينة ، ففى النوع ك · ديسكورتيكاتم نجد كلا من الأجسام الذكرية والأجسام الأنثية على نفس النبات الثنائى المجموعة · فى حين أن الأفراد فى ك · تومنتوزم تكون اما ذكورا واما اناثا · أما النوع ك · الونجاتم فهو يشبه ك · ديسكورتيكاتم فى وجود الأجسام الذكرية والأجسام الأنثية على نفس النبات فى بعض السنة ، ولكن مع اقتراب الخريف يحل اختلاف موسمى فتكون الأفراد الجديدة الناتجة اما ذكورا واما اناثا · أما فى الأنواع الحيوانية فان كثيرا من مجموعات اللافقاريات تكون فى مجموعها أو فى غالبيتها خنثية ، وحتى فى الحيوانات الثنائية الجنس يمكن أن يكون

التميز الهستولوجي هو السبيل في تعيين الجنس • وتعتبر الدودة البحرية، دينوفيلوس ، مثلا لذلك ، حيث تنتج الأنثى في نفس المبيض بيضا كبيرا وبيضا صغيرا . ينشأ منه . سواء أخصب أو لم يخصب ، اناث وذكور على الترتيب •

ويعرف في دودة البونليا وفي نبات ذيل الحصان ، اكويسيتوم تعيين بيئي للجنس • فالبيض في البونليا متماثل الامكانيات الكامنة ، ولكن تنمو الأفراد المستقلة في معيشتها الى اناث • أما التي تلتصق بأفراد قديمة فتنمو الى ذكور غير مكتملة الأعضاء تعيش طفيلية داخل الأعضاء الجنسية للاناث • أما نبات ذيل الحصان فانه اذا نما في الضوء القوى للشمس وتمتع بتغذية كافية فانه يعرض اتجاهات أنثية واضحة في حين أن الظروف المضادة تؤدي الى الذكورة • ولا يعرف ما اذا كان هناك أساس وراثي خفي للجنس لايمكن ادراكه في هذه وما يشابهها من الكائنات •

ولهذا فانه يبدو أن كل جنس به امكانيات الجنس المضاد ، ويمكن بيان هذا بأعظم وضوح في الأنواع التي يعوزها نظام وراثي قوى لتعيين الجنس ولكن مع ذلك يمكن بيان ازدواج الامكانيات الكامنة حتى في الحالات التي تشمل نظاما كروموسوميا حاسما • وبالطبع يمكن تقوية أو اضعاف الفصل بين الجنسين عن طريق تأثير الهرمونات على خصائص الجنس الثانوية • ولكن لا حاجة بنا هنا الى بحث هذه التأثيرات •

ومع ذلك فان ازدواج الامكانيات الكامنة للجنسين موجود ضمنا في نظرية التوازن لبردجز (١٩٣٢) وكذلك في نظرية جولدشمدت (١٩٣٤) المبنية على بينية الجنس في اللمانتريا • وتعتبر نظرية بردجز أن الأنوثة والذكورة في نظام XX - XY لتعيين الجنس في الدروسوفلا ، هي انعكاس لتأثير متوازن بين الكروموسومات X والأوتوسومات • فالأولى تؤثر على التكوين ليسير في الاتجاه الأنثوى والثانية لكي يسير في الاتجاه الذكرى وان هذا النظام متوازن بحيث ان النسبة ، كروموسوم X واحد الى مجموعة أوتوسومية واحدة تؤدى الى اناث بينما تؤدى النسبة ، كروسوم X واحد الى مجموعتين أوتوسوميتين الى ذكور • وليس للكروموسوم Y في هذا النظام تأثير على الجنس •

وقد تبينت صحة نظرية التوازن من دراسة اناث ثلاثية المجموعة •

فعند تلقيح هذه الاناث بذكور ثنائية المجموعة يصبح من الممكن الحصول فى النسل على أعداد كروموسومية متباينة • ولكن لا يعيش منها الا توافيق معينة • فيكون التوفيق 3X : 3A أنثى ثلاثية تختلف فقط عن الأنثى 2X : 2A العادية فى بعض الصفات الناجمة من التعدد المجموعى ، ويعطى التوفيق 1X : 3A ذكرا فائق الذكورة ، بينما يؤدى التوفيق 2X : 3A الى تكوين أفراد بينية الجنس (جدول ١٤ ـ ١) •

ونتيجة للبحث عن جينات تعين الأنوثة فى الكروموسوم X (دوبزانسكى وشولتز ١٩٣٤ ، بيكين ١٩٤٠ ب) وعن جينات تعيين الذكورة فى الأتوسومات (بيكين ١٩٤٧) تبين عدم وجود مناطق خاصة بتعيين الجنس ويمكن أن يعنى هذا شيئا من اثنين : أنه يوجد عديد من الجينات ذات التأثير الصغير المتساوى يعمل الموجود منها فى الكروموسوم X فى الاتجاه الأنثوى والموجود منها فى الاتوسومات فى الاتجاه الذكرى • أو أنه لاتوجد جينات بالمعنى التقليدى المعروف ولكن يسود نوع مختلف من التوازن تفرض فيه الكروموسومات/الكاملة ، وليست الجينات الفردية ذات السلوك المندلى ، الطابع التكوينى للفرد • أما فى الليمانتريا ، حيث الأنثى هى الجنس المختلف الجاميطات وحيث تختلف معينات الجنس فى قوتها ، فقد شبه جولدشمدت (١٩٥٠) الحالة بالنظام Ac - Ds المعروف فى الذرة واحتمال أن الهتروكروماتين يلعب دورا أساسيا فيها • غير أن التفسير الكامل لتعيين الجنس فى الليمانتريا لا يزال للآن منتظرا •

على أن هناك حالات معروفة يعين الجنس فيها جينات مفردة أو مناطق كروموسومية معينة • فالطرز التزاوجية فى كثير من الكائنات الدقيقة كالنيوروسبورا مثلا ، محكومة بجينات بالمعنى المندلى للاصطلاح ولو أنه من الأصح أن نتكلم فى هذه الحالات عن تفاعلات للتوافق بدلا من تعيين الجنس بمفهومه المعتاد • أما فى الدبور هابروبراكون ، حيث تكون الذكور بصفة عامة أحادية المجموعة والاناث ثنائية المجموعة ، فهناك نظام لتعيين الجنس مبنى على سلسلة من تسعة اليلات على الأقل (أو غير اليلية واقعة فى كتلة من الكروماتين لا يحدث فيها عبور) • وتنتج الاناث فى الحالة الثنائية للمجموعة عندماتكون هذه الجينات فى حالة خليطة ولكن فى الحالة الأحادية الأليل (أحادى المجموعة) أو الحالة المتماثلة (ثنائى المجموعة) تنتج الذكور • ومن العسير فهم طريقة العمل فى نظام مثل هذا •

جـــدول ١٤ ـ ١

التركيب الكروموســومى والجنس فى الدروســوفلا والميــلاندريـــوم

(عن وارمكى ١٩٤٦) A = مجموعة أوتوسومية .

دروســـوفلا			ميلاندريـــوم		
التركيب الكروموسومى	الجنس	النسبة X/A	التركيب الكروموسومى	الجنس	النسبة X/Y
2A XXX	أنثى فائقة	١ر٥	2A XX	أنثى	٠٠ر٠
			2A XYY	ذكـر	٥ر٠
2A XX			2A XY		
2A XXY			3 A XY		
3A XXX	أنثى	١ر٠	4A XY	ذكـر	١ر
4A XXXX			4A XXYY		
3A XX	بينية الجنس	٠ر٦٧	4A XXXYY	ذكـر	١ر٥
3A XXY					
4A XXX	بينية الجنس	٠ر٧٥	2A XXY	ذكـر	
			3A XXY	(أحيانا أزهار ⚥)	٢ر٠
			4A XXY		
			4A XXXXYY		
2A X					
2A XY					
2A XYY	ذكـر	٠ر٥٠	3A XXXY	ذكـر	
4A XX			4A XXXY	(أحيانا أزهار ⚥)	٣ر٠
3A X	ذكـر فائق	٠ر٣٣	4A XXXXY	خنثى (أحيانا أزهار ⚥)	٤ر٠

(نظام XX-XY)

الاحتمال كل الاحتمال أن الطرز الثنائية الجنس التى تعتمد على أساس كروموسومى مستتب قد نشأت من حالة خنثية (وفى النباتات يحتمل أن تكون من الخنثية الى وحدة المسكن الى ازدواج المسكن) أو من حالة ثنائية للجنس لا تتحقق وراثيا • واذا صحت وجهة النظر هذه ، فانه يصبح من الضرورى أن نفسر تطوريا كيفية تكوين كروموسوم للجنس فائق التميز من كروموسوم غير متميز يشبهه ، أساسا ، الأوتوسوم • وحيث أنه يجب ، فى مبدأ الأمر على الأقل أن يكون لكروموسوم الجنس هذا قرين فى التزاوج ، هو الكروموسوم Y ، فلا بد أن يكون لهذا الكروموسوم أيضا تطور ولكن الظاهر أنه يختلف تماما عن تطور الكروموسوم X • ويدل بحث تركيب الكروموسومين X و Y فى الدروسوفلا ميلانوجاستر أو تركيب الكروموسوم X فى الذكر XO فى أنواع النطاط، على أن تغيرات ذات شأن قد حدثت فى التاريخ السابق لهذه الكائنات •

وليس من المتوقع أن نجد جميع مراحل التكوين الانتقالية لمثل هذا النظام الكروموسومى متوافرة للدراسة فى مجموعة من الكائنات الوثيقة القرابة • وليس هناك شك فى أن التميز الجنسى قد نشأ مستقلا فى عدد من المجموعات المختلفة النباتية والحيوانية • وفى الوقت الذى قد يبدو فيه أن وجود كروموسومات الجنس قد يهيىء أساسا مشتركا لأصل النشأة ، الا أن الحقيقة فى أن مظاهر متشابهة غالبا ما تعينها مركبات جينية مختلفة تماما ، تحذر من اقتراح أى نظرية موحدة لتعيين الجنس حتى على المستوى الكروموسومى • ومع ذلك ، وفى اطار هذه التحديات ، فان كشف خطوات معينة فى تتابع الأحداث يسمح بتفهم جزئى على الأقل لكروموسومات الجنس • ولكن ، الى الآن ، مازال المدى الذى يمكن اليه تعميم هذا على تطور جميع صور كروموسومات الجنس باقيا دون تحديد •

وان فى الوجود الواسع الانتشار للأنواع الخليطة الاخصاب والذاتية العقم فيما بين الكائنات الخنثى ، لدليلا على القيمة التطورية للتوافيق الوراثية الجديدة وان فصل الجنسين يمثل تقوية ايجابية لهذا النظام • ويمكن تحقيق هذا فى الذرة فى خطوتين طفريتين • فالطفرة « حبوب الشوشة

(tassel - seed (ts » جين متنـح يحول الازهـار الطلعى الطـرفي الى ازهار متـاعي فى حـين أن « عديـم الحـريرة (silkless (sk » طفـرة أخـرى متنحية تتسبب فى بوار البويضات • والجين ts يتفوق على sk أى ان النبات الأصيل لكلتا الطفـرتين (ts ts sk sk) به ازهـار جانبى عـادة يحمل بويضات بينما الازهار الطلعى الطرفى يتحور الى الحالة المتاعية • أما النباتات التى بالتركيـب (Ts ts sk sk) فتكـون طلعيـة تمـاما حيـث يكون الازهار الطرفى عاديا (طلعيا) أما الكيـزان الجانبية فلا تحمل الا بويضات بائرة • ولا يعطى التلقيح بين هذين التركيبين العاملين الا نباتات أنثية (متاعية) (Ts ts sk sk) ونباتات ذكرية (طلعية) (Ts ts sk sk) مع كون الذكر هو الجنس المختلف الجاميطات • وهذان الجينان ليسا مرتبطين ، ويصبح زوج الكروموسومات الذى يحمل ts و Ts معادلا للكروموسومين X و Y على الترتيب • غير أن اعتماد هذا النظام على الاحتفاظ بالجينات واضـح • ومن الممكن الاحتفاظ بفصل الجنسين الى غير ما حد • وقد بـين جونز (١٩٣٩) أن من الممكن عن طريق الانتخاب ، تراكم جينات محورة تؤثر على تثبيت الذكورة أو تثبيت الأنوثة • والى جانب هذا يوجد ٤٠ جينا أو أكثر تؤثر على الذكورة أو الأنوثة فى الذرة بطـرق مختلفة ، والمعتقـد أن كلا منها يمكن أن يعزز نظاما ناشئا بمجرد تحقيق تكوينه •

وفى سـلالة الذرة الثنـائية المسكن التى استحدثت تجريبيـا والتى وصفناها فيما سبق ، يتشابه الكروموسومان X و Y فى التركيب أى أنهما لا يتمتعان بالخصائص المميزة التى تشاهد فى كثير من كروموسومات الجنس فى كل من النباتات والحيوانات • ومما يعرف عن كروموسومات X و Y الأخرى ، يتضمن تحقيق التفارق المميز لكل منهما ، والذى يجعـل كلا من هذين الكروموسومين مختلفا عن الآخر وكذلك عن باقى عناصر الطراز المجموعى ، عدد من الخطوات المتصلة : (١) تراكم العوامل فى الكروموسوم X التى تحكم تكوين الجنس المتماثل الجاميطات • (٢) ويصاحب ذلك تراكم العوامل التى تحكم تكوين الجنس المختلف الجاميطات المضاد فى الكروموسوم Y أو الأوتوسومات • (٣) عـزل الكروموسوم X عن الكروموسوم Y باقلال العبور حتى يمكن الاحتفاظ بالتوافيق الجينية التى فى جانب فصل الجنسين •

ويمكن أن تسير الخطوتان الأوليان ببطء أو بسرعة تبعا لضغط عمليتى

الطفور والانتخاب ، كما أن صرامة هذين النظامين تكون انعكاسا لكفاية ضغطيهما • وانه ليبدو أن حالة مستتبة قد تكونت في الدروسوفلا في حين أنه لا تزال توجد في ليبستس حالة مرنة نسبيا • ومن المحتمل جدا أن يبدأ عزل الكروموسوم X عن الكروموسوم Y بتكوين كيازما ثابتة الموقع ، وهي خطوة يمكن تعزيزها وراثيا أو سيتولوجيا أى عن طريق التغيرات • وبمجرد امتناع حدوث العبور في منطقة ما فان الانتخاب الطبيعي يقل أو يقف تماما بحيث لا يكفي لمنع التدهور الوظيفي لمعظم الجينات عن طريق الطفور • والحقيقة أنه ، نظريا ، يجب أن ينتج الضغط الطفرى تماما هذه الحالة (مولر وبينتر ١٩٣٢) • ولهذا يعتبر الخمول الجيني في الكروموسوم Y في الدروسوفلا هو نتيجة مباشرة لعزله عن الكروموسوم X وأن الوظائف الجينية ، المعتقد أنها كانت في وقت ما تخصه ، اما أن تكون قد انتقلت الى الأوتوسومات واما أن تكون قد استعيض عنها بطفرات أخرى في غيره من الكروموسومات . ويبدو أن من المعقول أيضا أن نفرض أن الخمول الجيني للمناطق السنترومبرية أو لكروموسومات أخرى في الدروسوفلا وكذلك في كثير من الكائنات الأخرى ، ينشأ من انتظام فشل وقوع العبور بها • الا أن تناظر أجزاء معينة من المنطقة الحاملة في الكروموسوم X مع الكروموسوم Y في دروسوفلا ميلانوجاستر قد يعني أن الانتقال أيضا له دخل في نشأة هذه الأجزاء بعد أن استقر بها الخمول (مولر وبينتر ١٩٣٢) •

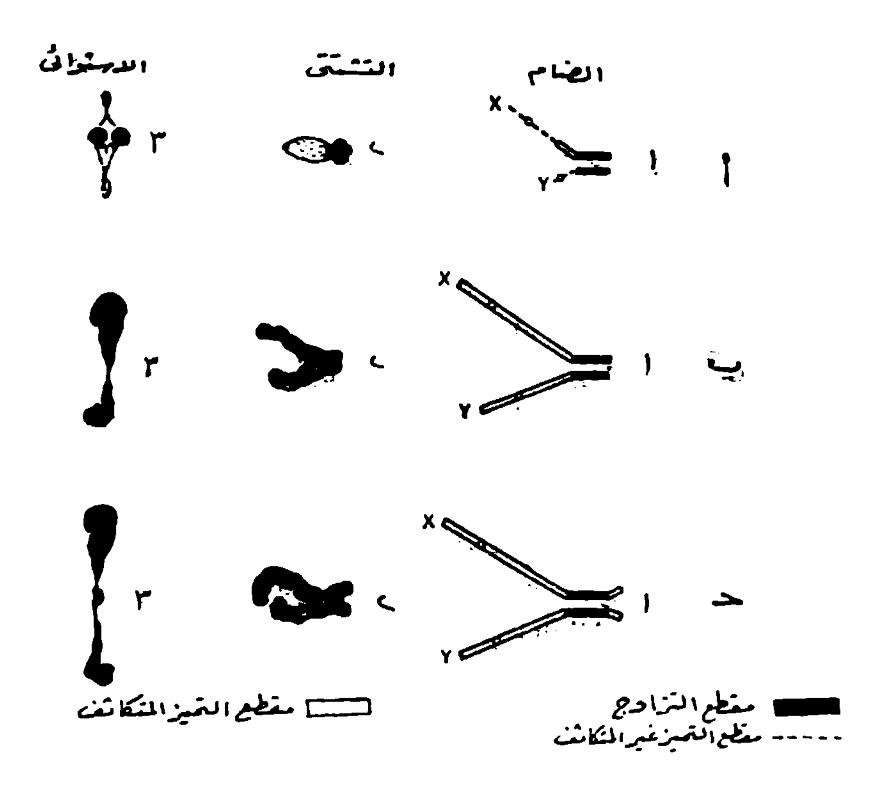
وبوجه عام يعرف الخمول الجيني ، بالمعنى المندلى ، والهتروكروماتين على أنهما ، على الترتيب ، التعبيران ، الوراثي والسيتولوجي ، لنفس الحالة في الكروموسوم • ويشير هذا ، من حيث الجوهر ، الى أن الهتروكروماتين يتكون من اليوكروماتين في نفس الوقت أو فيما بعد عن طريق عملية تدهور جينية وتكوين اختلاف في السلوك الدورى الذى يسمح بالتمييز السيتولوجي للهتروكروماتين • ولربما تكون نقطة النهاية لمثل هذا الاتجاه التطورى ، الذى يدخل « هجينا تركيبيا دائما » في نظام تؤدى وظائفه طبيعيا (دارلنجتون ١٩٣٧ أ) ، عملية تحول جميع الكروموسوم Y الى هتروكروماتين (عملية هكرمة) ، كما يرى في الدروسوفلا • وبسبب خمولها ، فان مثل هذه الكروموسومات تكون عرضة للفقد أو التغير في كل من الشكل والحجم • وقد حدث فقدها في كثير من المجموعات لتعطى الذكور من الطراز XO، بينما يمكن أن نجد التنوع الشكلي في الكروموسوم X في دروسوفلا

سودوابسكيورا حيث قد عرفت سبع صور للكروموسوم Y (دوبزانسكى ١٩٣٥) ٠

ويؤدى فقد الكروموسوم Y الى عزل الكروموسوم X فى الأفراد XO ٠ وهذا يشير الى أن الكروموسوم X سيتحول بالمثل الى هتروكروماتين. ويبدو هذا صحيحا فى الذكور XO فى أنواع النطاط مثلا حيث لا يعرف للكروموسوم X وظيفة وراثية واضحة أو هامة سوى وظيفته فى تعيين الجنس (نابورز وستبنز ١٩٥٠) ٠ غير أنه تجب الاشارة الى أن التلازم الموجود بين الهتروكروماتين والخمول الجينى ليس تاما بأية حال حيث ان عملية التحول الى هتروكروماتين قد تظهر فى طراز من الخلايا ولا تظهـــر فى طراز آخر ، حتى فى نفس الفرد (هوايت ١٩٥٠) ٠ ومن ناحية أخرى فان الدليل على امكان اشتقاق الهتروكروماتين من اليوكروماتين وعلى أن خفض العبــور يلعب دورا فى عملية التحــول ، يتضح من تحــول اليوكروماتين الأوتوسومى الى هتروكروماتين بعد انتقاله الى الكروموسوم Y فى أنظمة XY الناشئة فى بعض صراصير الغيط وأنواع النطاط والخنافس التنبريونيدية (سميث ١٩٥٢ ، هوايت ١٩٥٤) ٠

ويمكن اعتبار الكروموسومات X الموضحة بالشكل ١٤ ـ ١ أنهـا تمثــل المراحــل الوسطية للتميــز فيما بين كروموسومات X الناشئة فى سلالات الذرة الثنائية المسكن وكروموسومات X الهتروكروماتينية تمـاما فى النطاط ٠ ويوجد بكل من هذه الكروموسومات مقطع للتزاوج ومقطع للتميز فاذا كانت الجينات الأساسية للجنس تقوم بعمل « الزناد » فى تحديد اتجاه التكوين نحو الأنوثة أو الذكورة ، فان قوى الانتخاب تميل الى حمايتها من التعرض الى عملية الانعزال العادية ٠ ويحقق هذه الغاية تطور المقطع المميز الذى يحوى جينات الجنس ، ويشير الانتشار الواسع لوجود مقاطع التميز ومقاطع التزاوج (وهو مايسميه دارلنجتون بالهجين التركيبى الدائم) الى هذا على أنه خطوة أساسية فى تكوين كروموسومات مميزة للجنس ٠

ويتبع تطور الكروموسوم الذى سيؤول الى Y تطــور الكروموســوم X ولكن فى اتجاه مخالف ٠ وقد يحتوى المقطع المميز له أو لا يحتوى على جينات للجنس ٠ فاذا احتواها فانها يجب أن تؤثر على تكوين الجنس المضاد أما اذا لم يحتو على مثل هذه الجينات فان الأوتوسومات تأخذ على عاتقهـا

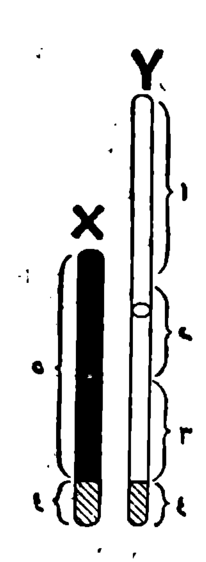


(شكل ١٤ ـ ١) بيان تخطيطي لتركيب كروموسومات الجنس في خمسة اجناس من الحيوانات الكيسية (الجرابية) وفي عدة مراحل للانقسام الميوزى الأول (أ) تركيبات نموذجية للكروموسومين X و Y في اجناس دازيوروس وساركوفيلوس وفاسكولاركتوس · (ب) في جنس تريكوسوروس · (جـ) في جنس سيدوكيروس ·

هذه الوظيفة ، ويتوقف مصير الكروموسوم Y من الوجهة التطورية على أى الحالين هو القائم · وفي الدروسوفلا ، حيث الجزء الأكبر من الكروموسوم Y ليس له جزء نظير في الكروموسوم X ، فانه يبدو أن هذه الخطوات قد تحققت ولم يحتفظ الا ببعض وظائف ثانوية للجنس (أى جينات للخصوبة)· وأن في استمرار الحمول الجيني أكثر من ذلك في الكروموسوم تمهيدا لمرحلة فقده بصفة مستديمة ·

وربما يكون في بحث الموقف في نبات ميلاندريوم آلبوم (وارمكى ١٩٤٦، وسترجارد ١٩٤٨) بالتفصيل ايضاح للنقط التى أثيرت · ويمكن اعتبار أن هذا النوع يحتل مركزا وسطيا من حيث تعيين الجنس بين مرحلة البداية

في الفرة والنظام المدعم المعروف في الدروسوفلا ميلانوجاستر أو حتى الحالة الأكثر تطرفا التى بلغها التطور فى الكائنات XO حيث استغنى فيها تماما عن الكروموسوم Y. ويوضح الشكل ١٤ ـ ٢ طبيعة الكروموسومين X و Y وفى ميلاندوروم آلبوم . فالمنطقة رقم ٤ فقط هى المتماثلة فى كلا الكروموسومين ويقتصر التزاوج والعبور فى كل كروموسوم على هذه المنطقة. وتؤلف المناطق ١ و ٢ و ٣ الجزء المميز للكروموسوم Y والمنطقة رقم ٥ المقطع المميز للكروموسوم X . وفى الكروموسوم Y تضفى المنطقة رقم ١ أثرا كابتا للأنوثة ، فاذا غاب هذا الجزء من الكروموسوم ينتج نبات ذو أزهار كاملة . وتتمتع المنطقة رقم ٢ بفعل يشجع الذكورة حيث ينتج عن غيابهـا نبات مؤنث . أما المنطقة رقم ٣ فلها وظيفة جنسية ثانوية حيث ان وجودها ضرورى للخصوبة الذكرية ولكنها غير لازمة لتكوين الأعضاء الذكرية أو كبت الأعضاء الأنثية . وتحتوى المنطقة رقم ٥ فى الكروموسوم X على جينات الجنس الأساسية للأنوثة ولهذا فان للكروموسوم Y تأثيرا ذكريا ايجابيا يستلزم



(شكل ١٤ ـ ٢) رسم تخطيطى للكروموسوم X (الى اليسار) والكروموسوم Y (الى اليمين) فى نبات ميلاندريوم . (١) منطقة كبت المتاع فى الكروموسوم Y ويؤدى غيابها الى تكوين ثنائى الجنس (متاع وطلع) . (٢) منطقة أساسية لتشجيع الطلع يؤدى غيابها الى تكوين المتاع فقط . (٣) منطقة أساسية لخصوبة الأسدية يتسبب غيابها فى بوار المتك . (٤) منطقة التزاوج فى كل من الكروموسومين X و Y (الأطوال المبينة بالتخطيط عرفية نوعا ما) . (٥) الجزء المميز للكروموسوم X .

الاحتفاظ به ، ولكنه يضفى هذا الأثر عن طريق كبت الأنوثة وكذلك عن طريق تشجيع الذكورة ٠

ويمكن رؤية الأثر التوازنى للكروموسومين X و Y فى جدول ١٤ ـ ١ حيث قورنت بالموقف فى دروسوفلا ميلانوجاستر ٠ ويؤدى غياب الكروموسوم X الى غياب الذكور ولكن تظهر الذكور او بيضات الجنس (خنات) حيث توجد الكروموسومات Y ٠ ومن الجلى أن كروموسوم Y واحد أقوى من كروموسوم X واحد ٠ ولكن فى حالة وجود تعدد مجموعى مكتمل أو غير مكتمل للأوتوسومات . فمن الممكن أن تصبح الفروق غير واضحة المعالم . حيث ان هناك دليلا على أنه من الممكن أن تضفى الأوتوسومات اتجاهات ضعيفة لتعيين الذكورة والأنوثة ٠

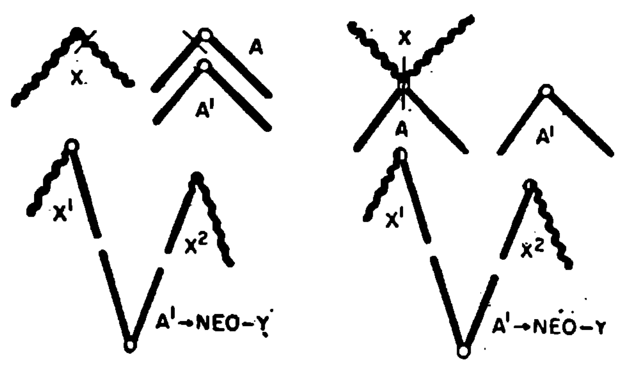
التغيرات فى التعيين الكروموسومى للجنس

فى الحالات التى يتوقف فيها تعيين الجنس على نظام كروموسومى ، فانه من الأيسر فرض أن الحالة XX - XY هى الحالة البدائية . وليس ذلك فقط بسبب انتشارها خلال عالم النبات وعالم الحيوان . ولكن ذلك يرجع الى قابليتها لاشتقاق جميع الطرز الأخرى منها ٠ ومع وجود حالات XY معروف الآن أنها مشتقة من طراز XO سابق ، الا أنه من المنطق أيضا أن نفرض أن الطراز XO السلفى مشتق سابقا من حالة XY أكثر بداءة ٠

وحتى فى طرز XY نفسها ، يوجد تباين مذهل فى كل من حجم الكروموسومين وفى طريقة انعزالهما أثناء الانقسام الميوزى (هوايت١٩٥٤ ، شريدر ١٩٢٨) ٠ ويبدو أن هذا صحيح بصفة خاصة ، فى الحشرات ٠ ومن الممكن الا يكون ذلك دون سبب ، حيث ان الامكانيات الواسعة للتكاثر فى هذه القبيلة يمكن أن توفر للانتخاب تغيرات لا حصر لها . قد يكون معظمها فى غير المصلحة ولكن البعض منها يمكنه البقاء وقد بقى فعلا ٠ وانه لمن المتوقع أن يكون الكروموسومان X و Y ، وبصفة خاصة الأخير ، عرضة للتغير أكثر فاكثر كلما زاد اتصالهما بتعيين الجنس وذلك على حساب استبعاد الوظائف الوراثية الأخرى ٠

وكما أشرنا سابقا فى دروسوفلا سودوأبسكيورا نجد طرزا مختلفة من الكروموسوم Y فى كثير من الأنواع ، حيث ان خمولها الوراثى يسمح بتنوع الشكل والمحتوى الكروماتينى دون تعويق لحيوية الفرد · وكما حدث فى عدد من أنواع الدروسوفلا ، قد يحدث الفقد الكامل للكروموسوم Y نتيجة لخموله الوراثى الكلى أو لانتقال أجزائه الأساسيه الى الأوتوسومات · وفى مثل هذه الظروف ، يجب أن يهيىء الكروموسوم X نفسه للحركة المستقلة على المغزل · ويمكننا أن نرى فى الهتروبترا تمهيدا لهذا النوع من السلوك الأصيل فيها ، حيث نجد فى معظم الأنواع أن الكروموسومين X و Y نادرا ما يكونان وحدات تزاوجية ثنائية حقيقية فى الانقسام الأول الميوزى · بينما فى أنواع أخرى لا يتزاوج مطلقا هذان الكروموسومان ولكن ينقسمان شطريا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ ب) · ويحدث اتحاد وقتى بين X و Y أثناء الدور الاستوائى للانقسام الثانى الميوزى والمعتقد أن أن هذا ييسر انعزالهما · وتتبع الأنواع XO من نفس المجموعة نهجا مماثلا ، ولكن ينعزل الكروموسوم X الى أحد القطبين عند الانقسام الثانى مستقلا عن باقى الكروموسومات ·

ويمكن أن تؤدى حالات XO ، عن طريق انتقالات مع الأوتوسومات الى نشأة نظامين كروموسوميين جديدين مختلفتين تبعا لما اذا كان X عصويا أو على شكل V · والحالة الأخيرة موضحة بالشكل ١٤ ـ ٣ وقد أدى الانتقال



(شكل ١٤ ـ ٣) بيان تخطيطى يبين نشأة النظام X_1X_2Y من الطراز XO الأصل للذكر · الخطوط الرفيعة تدل على مواضع الانفصامات · وتدل الخطوط الغليظة المستقيمة على يوكروماتين الأوتوسومات كما تدل الخطوط الغليظة المموجة على هتروكروماتين الكروموسوم Y الأصلى ·

الى تكوين حالة ناشئة X_1X_2Y . وعن طريق الالتحامات السنتروميرية بين كروموسوم X واحد الأوتوسومات يتحول أوتوسوم الى كروموسوم Y يقتصر وجوده على النسل من الذكور ، ليعطى حالة XY ناشئة . وقد حدث هذا فى أربعة عشر جنسا فى مجموعة النطاط ، ليست شديدة القرابة وكل منها مستقل عن الآخر (هلويج ١٩٤١ ، ١٩٤٢) . ويوجد فى ثلاث حالات منهـا دليل قـوى على أن الكروموسـوم Y الناشيء ، الذى تحول الآن الى هتروكروماتين لم يعد متناظرا مع الجزء المفروض أنه كان نظيره سابقا فى الكروموسوم X الناشيء .

ومن هذه الناحية ، تعتبر حالة النوع «هسبروتتكس فيريديس» هامة ففى النويع « هـ . ف . بريفيبنيس » تسود حالة XO ، فى حين أنه يوجد فى النويع «هـ . ف . بروتنسيس» حالة XY ناشئة . وتوجد الحالتان فى « هـ . ف . فيريديس » . وفى هذه الحالة نجد أن الكروموسوم Y والذراع المناظرة له فى الكروموسوم X كلاهما من اليوكروماتين ولهما القـدرة على التزاوج معا . وانه ليبدو أن النظام XY الناشيء حديث جدا فى نشأته لدرجة أنه لم يثبت بعد فى العشيرة وأن الكروموسوم Y لم يصل بعد الى الحالة الهتروكروماتينية . وقد أمكن أيضا بيان حدوث حالة أخرى لنشأة نظام XY ناشيء من حالة XO فى الفاسيد « ايزاجوارس شريدراى » . أيضا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٧) وفى خنفساء التنبريونيد «ترايبوليوم كونفيوسوم» (سميث ١٩٥٢) . وفى كلتا الحالتين تم تحويل الكروموسوم Y الناشيء الى هتروكروماتين .

وفى الدروسـوفلا ، تبـين فى ١٢ نوعـا أن التحـامات بـين X والأتوسومات قد حدثت ولكن ربمـا لم تكن جميعا مستقلة فى نشـأتها (باترسون و ستون ١٩٥٢) . وبالرغم من أنها حاليا بالنظام XY ، الا أنه يعتقد أنها نشأت من نظام XY أصلى ليعطى حالة XY_1Y_2 ثم فقـد الكروموسوم Y الأصلى ، اما عن طريق الفقد الكامل واما عن طريق انتقال أجزائه الأساسية الى الكروموسومات الأخرى .

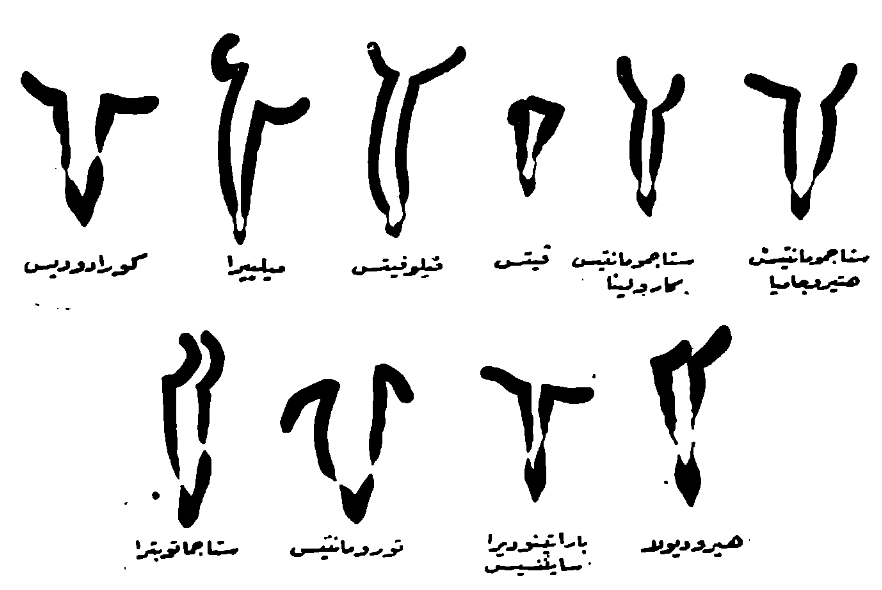
وقد بين سميث (١٩٤٩) فى خنفساء بيوبرستيد «أجريلوس انكسيوس» أن مثل هذا التغير يمكن حدوثه . وهذا النوع يتكون فى الواقع من نوعين أحدهما يتغـذى على أشجار الحور والآخـر على أشجار التامـول والتركيب ٢ن للأول (النوع أ) هو $XY + 18\ A$ (الكروموسوم Y كبير) بينما

للثانى (النوع ب) هو $Xy + 20\,A$ (الكروموسوم y صغير) وقد دل تحليل الكروموسومات على أن النوع أ قد اشتق من النوع ب عن طريق عمليتين ، فقد وانتقال للكروماتين ، وقد شمل الفقد العنصر y وشمل الانتقال الكروموسوم X الأصلى وأحد الأوتوسومات · وقد تبين أن طريق النشأة كالآتي : $10\,AA + Xy \longrightarrow 9\,AA + A\,A\widehat{X}y \longrightarrow 9\,AA + A\widehat{XX}A$ مع تحول الكروموسوم A المفرد الى الكروموسوم Y الكبير فى النوع أ ·

ويتميز عدد من تحت عائلات المانتيدات (مستقيمة الأجنحة) باشتقاق نظم X_1X_2Y ناشئة من حالة XO (هيوز ــ شريدر ١٩٥٠) · وتركيب الاناث فى هذه الأنواع هو $X_1X_1X_2X_2$ · وكان فى وجود دليل قوى على أن تحت العائلات هذه ترجع نشأتها الى نوع سلفى واحد ما يكفى لاثارة الاهتمام وما يدعو للاعتقاد بأنه من المحتمل جدا أن تكون أنظمة X_1X_2Y الناشئة وحيدة الأصلى السلفى · ولهذا فان وجودها أو غيابها قد وفر وسيلة ممتازة لكشف العلاقات التقسيمية التى قد تكون أصبحت غامضة بسبب مختلف التخصصات المورفولوجية ·

ولما كان الكروموسوم Y فى هذه المانتيدات مقصورا على الذكور فقط فقد انتابه التغير فى الشكل وكذلك فى درجة التحول الى هتروكروماتين وكما أوضح (هيوز ــ شريدر) فان الحدود الوحيدة للتغير فى الكروموسوم Y هى الاحتفاظ بما يكفى من القناطر للتزاوج المناسب والانعزال من كلا الكروموسومين X ، الى جانب الاحتفاظ بأية احتياجات وراثية مطلوبة منه للحيوية أو الخصوبة · فاذا فرض أن طول الكروموسوم Y الناشىء الأصلى كان مساويا لذراعى الكروموسومين X اللتين يتزاوج معهما ــ وهى نسبة تحتفظ بها بعض الأجناس ــ بلغ التباين نهاية متطرفة في الجنس « مليرا » حيث النسبة حوالى ٠٧ر٠ (شكل ١٤ ــ ٤) · وفي هذه الحالة الأخيرة قد يبدو أن الكروموسوم Y الناشىء لا يمكنه الا القيام بقليل من العمل الى جانب وظيفته كأداة للتزاوج ·

ولقد عثر على حالة فى النطاط « باراتايلوتروبيدا برونيرى » (كنج وبيمز ١٩٣٨) تماثل الموجودة فى المانتيدات · الا أنه فى هذه الحالة اشترك زوجان من الاتوسومات العصوية للحصول على نظام X_1X_2Y وفيه أحد الكروموسومين X على شكل V حاليا $\widehat{XA}_1$ · والكروموسوم X الآخر هو A_2 والكروموسوم Y هو $A_1\widehat{\ }A_2$ (A_2A_1) هما الأوتوسومان



شكل (١٤ ـ ٤) الوحدات الثلاثية فى عشرة أنواع من المانتيدات ذات النظام X^1X^2Y فى الدور الاستوائى الأول · وتبين اختلاف حجم الكروموسوم Y (الموجود أسفل كل وحدة ثلاثية) · ويظهر كذلك بعض التباين فى أطوال أذرع التزاوج والأذرع الحرة للكروموسومات X · ويمكن اعتبار ذلك نتيجة لتحورات تطورية حيث يبدو أن مانتيدات النظام X^1X^2Y قد نتجت من أصل واحد ·

الأصليان) (هوايت ١٩٥٤) · ويوجد فى ب · مورسى نفس النظام الموجود فى ب · برونيرى ولكن يوجد فى ب · بيوتنمولراى نظام XY ناشىء ناتج من التحام بين كروموسوم X وأوتوسوم ·

وفى الانقسام الميوزى تكون الكروموسومات X_1X_2Y وحدة تزاوجية ثلاثية وتتكون جاميطات تحتوى على هيئة كاملة من الجينات فقط نتيجة لذهاب X_2 و X_1 الى نفس القطب والكروموسوم Y الى القطب الآخر · ويتكون نفس طراز الوحدة الثلاثية اذا حدث انتقال بين أوتوسوم وبين كروموسوم Y موجودة أصلا · وقد حدث هذا أثناء تطور الطراز المجموعى لدروسوفلا ميراندا (ماك نايت و كوبر ١٩٤٤ ، كوبر ١٩٤٦) · ويشمل الانتقال الكروموسوم الثالث وكروموسوم Y على شكل V · ويبقى الكروموسوم X الذى لم يلحقه تغير على شكل V ، بينما يعمل الجزء الباقى من الكروموسوم الثالث ككروموسوم X عصوى ناشىء · أما فى دروسوفلا أمريكانا فان الكروموسوم الرابع الذى يشبه النقطة يلتحم سنتروميريا مع

الكروموسوم X وهكذا لا يجد الكروموسوم الرابع النظير بدا من العمل ككروموسوم Y_2 ناشيء يقتصر وجوده على الذكور من النسل • وحيث ان هذا النظام غير موجود فى دروسوفلا أمريكانا تكسانا فانه يعتبر حديث النشأة نسبيا (باترسون وستون ١٩٥٢) •

ولهذا فانه يمكن القول بصفة عامة ، بأن التحام أو انتقال الكروماتين الأوتوسومى الى الكروموسوم Xأو الكروموسوم Y يؤدى ، اذا لم يؤثر على الحيوية ، الى تكوين نظام كروموسومى معدل لتعيين الجنس • والظاهر أن تطور هذا النظام يسير فى اتجاه زيادة تحول اليوكروماتين المنتقل الى هتروكروماتين متبوعا باحتمال فقد العناصر الهتروكروماتينية أو تغيرها فى الشكل والحجم •

ولا يرجع أصل نشأة جميع أنظمة كروموسومات الجنس المتعددة الوحدات الى التحامات X أو Y مع الأوتوسومات • ففى الهتروبترا حيث توجد السنتروميرات المنتشرة تؤدى الانفصامات البسيطة فى الكروموسوم X الى زيادة عدد كروموسومات الجنس • فقد وجد أنها تتراوح من XO أو XY الى $X_1X_2X_3X_4X_5Y$ • وتنقسم الكروموسومات X شطريا فى الانقسام الأول الميوزى وتنعزل من الكروموسوم Y (اذا وجد) كمجموعة فى الانقسام الثانى • ولا يعتقد هوايت (١٩٥٤) أنه يمكن لهذه العملية وحدها أن تنتج هذه الطرز حيث أن الانفصام قد يعقد الموقف عن طريق اعادة التحام الأطراف المنفصمة الشقيقة • ولكن حيث أن الكسرات الناتجة من الكروموسومات المنتشرة السنترومير ، عن طريق أشعة ــ X لا تفقد خلال الانقسام الخلوى ولكنها تسلك كما لو كانت نسخا مصغرة من الكروموسومات التى نشأت منها (هيوز ــ شريدر وريس ١٩٤١) ، وبذلك تفقد حجته قوتها فى أن هذه كسرات تكرارية من كروموسومات الجنس • ويؤيد ذلك أيضا توارث الكسر المستحدثة بأشعة ــ X فى كروموسومات العقرب البرازيلى « تيتيوس باهينسيس » والمعتقد أنها متعددة السنترومير (رودز وكر ١٩٤٩) •

وقد وجد تباين فى عدد كروموسومات الجنس فى الهتروبترا داخل نوع واحد من بق الفراش (سايمكس لكتيولاريس) حيث يختلف العدد من ٢ الى ١٥ • غير أنه لا يوجد مايؤكد أنها كروموسومات جنس حقيقية تضفى تأثيرا فى تعيين الجنس ، حيث ان هوايت يقترح أنها قد تكون مجرد عناصر

مشتقة من كروموسومات X السابقة تحمل كروماتينا نظريا ولكنه غير فعال (خامل) ٠ وقد وجدت أنظمة غريبة فى جنس الخنافس « بلابس » حيث صودفت أنظمة تراوحت من X_1X_2Y الى موقف عجيب فى النوع « بلابس بوليكرستا » ، حيث يحمل الذكر ١٨ أوتوسوما و ١٢ X و ٦ Y ٠ وفى الديدان الأسطوانية (نيماتودا) وجدت سلسلة كاملة من الأعداد أساسها الطراز XO وكان أعلاها $X_1X_2X_3X_4X_5X_6O$ بينما عثر على تباين مواز فى عدد كروموسومات Y فى خنافس الكوريد فى الجنس «أكانثوسفالا» (ميتابوديوس) (ويلسون ١٩٢٥) ٠ ولم توجد مثل هذه الحالات المتطرفة فى أية مجموعةمن النباتات ٠ ولكنه من الواضح تماما أن الطبيعة المتخصصة لكروموسومات الجنس تهيىء لامكان وجود مدى شاسع للتباين فى الشكل والحجم والعدد وهو موقف لم يصادف أو على الأقل لم يعرف بين الأوتوسومات٠

الباب الخامس عشر

دور التغيرات الكروموسومية في التطور

تبين من بابين سابقين أن تطور الطراز المجموعي للكروموسومات يجرى عن طريق التغيرات الكروموسومية ٠ فيؤدى انفصام الكروموسومات المتبوع بعادة التحام الأطراف المنفصمة ، والمصحوب غالبا بكسب أو فقد لبعض الأجزاء ، الى طرز مجموعية قد أعيد تكوينها وقد يمكن بها تفرقة نوع من الأنواع من آخر شديد القرابة له ٠

ويهيىء المدى الذي وصل اليه الاختلاف في سمات الطراز المجموعي للكروموسومت بين الأنواع المتصلة القرابة ، مقياسا للمدى الذى أسهمت به التنظيمات الكروموسومية الجديدة في عملية التنويع ، أو على الأقل ، للمدى الذى توازيه فيه ٠ غير أن المقارنات التى أجريت بين الطرازين المجموعيين في كريباس نجلكتا وك ٠ فوليجينوزا ، وكذلك التى أجريت بين الأنظمة الكروموسومية لتعيين الجنس في مختلف أنواع الحيوانات ، انما هى مقارنات اجماليـة نسبيا ، ولا تكشف في هـذه الحـالات الا عن أنه يمكـن ، في بعض الأنواع المعينة ، التمييز بينها عن طريق الطرز المجموعية التى يتضح أن بينها علاقة ، بمعنى أنه يمكن التكهن ، الى درجة ما من التأكد ، باشتقاق واحد منها من الآخر ٠

وتهيىء الانتقالات ، من نوع الى آخر ، أكثر طرز التغيرات سهولة في ادراكها ٠ ولكن يجب أن نذكر أنه من غير المحتمل أن يكون للتغيرات وحدها تأثير مباشر على النوع ٠ فقد يحدث التغير الكروموسومى ، على الأكثر ، حالة ظاهرة من تأثير الموضع كما قد يؤدى الى درجة معينة من العقم نتيجة للاضطرابات الميوزية ٠ ولكن لم يعرف نوع من التغير الكروموسومى ، مهما بلغت به درجة التعقيد ، يمكن أن ينتج عنه مباشرة تكوين نوع جديد ٠ ويتبين

هذا من التنوع الشكلي الكبير للكروموسومات ـ مثل وجود كثير من الانقلابات والانتقالات وغيرها في العشائر الطبيعية لنوع من الأنواع ـ الذى نجده في كثير من الأنواع المختلفة ، والذى تدعمه الأعداد الهائلة من التغيرات التى تستحدث صناعيا بأشعة X والتى لا تؤدى ، بأية حال ، الى تكوين أنواع جديدة • وبمجرد استتباب هذه التغيرات فى نوع من الأنواع ، فان ظهور تغير فى الطراز المجموعى يتوقف على المدى الذى يحدثه الشذوذ من التغير المرئى فى شكل وحجم الكروموسومات •

وفوق ذلك ، فان الحقيقة فى أن الأنواع المتصلة القرابة قد تكون ذات طرز مجموعية متشابهة تدل على أن التغيرات الكروموسومية فى حد ذاتها ليست من المستلزمات الضرورية التى تصاحب دائما تكوين الأنواع • فمثلا ، نوعا البلاتاناس ، أوكسيدنتاليس وأورينتاليس ، اللذان يوجدان على الترتيب في شرق الولايات المتحدة وفي الجنوب الشرقى لأوروبا يسهل تهجينا • والجيل الأول الهجين ، ويسمى ب • أسيريفوليا ، عالى الخصوبة ولا يظهر بالانقسام الميوزى فيه ما يدل على أى شذوذ (ساكس ١٩٣٣) • فالتنوع هنا ، يرجع كلية الى الطفور الجينى مع توافر البعد الجغرافى كعائق يمنع التهجين بينهما •

ومن ناحية أخرى ، قد تخفى الطرز المجموعية التى تبدو متماثلة أثناء الانقسامات الميتوزية كثيرا من أنواع الشذوذ المستترة • ومن الممكن فى أنواع ذات الجناحين ، التى يوجد بها كروموسومات الغدد اللعابية والتى يمكن فيها استخدام الشرائط فى التحليل ، اظهار هذه التغيرات الدقيقة • ويمكن اتخاذ دروسوفلا سودوأبسكيورا والأنواع القريبة منها أمثلة لذلك • فالفروق الكروموسومية بين د • سودوأبسكيورا و • • برسيميليس التى توجد دائما فى هجنهما النوعية هى فقط انقلابان غير شاملين للسنترومير ، أحدهما فى الكروموسوم الثانى والآخر فى الذراع اليسرى للكروموسوم X • وتعرف انقلابات أخرى فى هذين النوعين ولكنها قد توجد أو لا توجد فى أى فرد معين (دوبزانسكى وايلنج ١٩٤٤) • وقد أمكن الكشف عن تغيرات تركيبية عديدة جدا عن طريق أجراء مقارنة أخرى بين دروسوفلا سودوأبسكيورا ، وبين دروسوفلا ميراندا ، والأخيرة أبعد فى قرابتها لسودوأبسكيورا عنها لبرسيميليس ولكن لها القدرة على التهجين فى المعمل مع سودوأبسكيورا ، ويلزم ما لا يقل عن ٤٩ من الانفصامات وربما يلزم مائة أو أكثر للحصول على التنظيمات الجديدة المشاهدة (دوبزانسكى و تان ١٩٣٦) ويفصل

الدروسوفلا ميلانوجاستر عن الدروسوفلا سيميولانزا الشديدة القرابة لهـا عدد أقل نوعا من التغيرات ، وأكثرها دقيق الحجم جدا (هورتون ١٩٣١) ، ولم تكن لندرك هذه التغيرات لولا وجود طراز كروموسومات الغدد اللعابية. ومن ذلك نستنتج أنه فى النباتات والحيوانات الأخرى لا يمكن التعرف ، على وجه التأكيد ، الا على التغيرات الكبيرة ٠

ويتضح مما ذكرنا أن التغيرات الكروموسومية بالذات ليست هى وحدها المسئولة عن تطور الأنواع ، غير أنه قد توافرت أدلة قوية على الدور الذى يمكن أن تلعبه ، وأوفق سبيل لتحقيق ذلك هـــو عن طريق بحث عملها داخـــل الأنواع وليس فيما بينها ٠

ويتوقف التغير التطورى فى الأنواع ، مع طول الزمن ، على سلسلة من الطفرات العشوائية ـ مع استعمال الاصطلاح « طفرة » بمعناه الواسع ـ التى تحدث باستمرار والتى تتعرض دائما أيضا الى عملية الانتخاب البيئى ٠ ولذلك فان النوع يعتبر وحدة مليئة بالحركة (ديناميكية) وليس وحدة جامدة(ستاتيكية) تسير بالحالة التى توجد بها خلال الزمن ، وتتحور فى حدود مايسمح بـــه الضغط الطفورى وضغط الانتخاب ٠ غير أن عملية الانتخاب لا تعمل عـــلى الجينات المفردة بل على الأفراد ، ومن ثم فانالتركيب العاملى فى مجموعـــة هو الذى ينتخب من أجله أو ضده عن طريق البيئة التى يجد نفسه فيها ٠ وفى أية عشيرة عشوائية التزاوج ، حيث لا يوجد ما يمنع من تكوين الاتحادات الجديدة عن طريق العبور ، قد تبين من الأنواع التى حللت أنها خليطة وراثيا الى درجة متناهية ٠ وفى مثل هذه الأحوال ، يمثل التركيب العاملى نهجـــا سائلا وليس ثابتا ، وتعين البيئة الحدود التى لا يمكن لتباين التراكيب العاملية أن تخرج عنها ٠

ويدخل التباين فى الموضوع عن طريق الطفرات الجينية والكروموسومية وبينما يمكن ، بوجـه عام جـدا ، اعتبار حالات النقص والتكرار كطفرات كروموسومية مساوية للطفرات الجينية فان الانتقالات والانقلابات تخـــدم كأنظمة لعزل الكتل الجينية والمحافظة عليها ٠ وتصبح هذه الكتل من حيث الجوهر وحدات للتطور على مستوى من التعقيد أعلى مما للجينات المفردة ، وذلك لأنها غير معرضة نسبيا للعبور ، كما أن كل كتلة منها تتباعد عن نظيرتها عن طريق حدوث الطفرات العشوائية داخل كل منها ٠ وبهذه الروح يمكن

عن حق أن نناقش الدور الذى تلعبه التغـــيرات الكروموسومية فى تطور الأنواع ·

الاقتضابات أو حالات النقص

ليس هناك الا قليل من الأسباب التى تدعو الى الاعتقـــاد بأنه يمكن لحالات النقص أن تسهم بأية طريقة جوهرية فى تطور الكائنات · ومن المؤكد أن الانفصامات مسئولة عن كثير مما يطلق عليه اسم طفرات في الدروسوفلا والذرة ، كما تشير كل الأدلة المتوافرة الى أن الأنواع يختلف الواحد منها عن الآخر بعدد كبير من الطفرات · ولكن حيث ان معظم طفرات الاقتضاب تكون مميتة في الحالة الأصيلة ، فان احتمال اسهام هذه الفئة المعينة من التغيرات الكروموسومية ضئيل الى درجة التلاشى ، ويمكن ، بصفة عامة ، استبعادها من أى اعتبار جدى ·

ومن جهة أخرى ، فان النقص فى العدد الكروموسومى كما حدث أثنـاء عملية التنويع في جنس الكريباس مثلا ، لا يتضمن فقدا للسنترومبرات فقط بل من المعتقد أيضا أنه يتضمن فقدا لبعض الكروماتين المجاور لها · غير أن هذه المادة تكون من الهتروكروماتين · سواء كانت تحوي بوليجينات أو لا ، فانه يمكن أن يتحمل فقدها أكثر مما يحتمل فقد نفس الكمية من اليوكروماتين · وعلى الرغم من أن مثل هذه الحالات من النقص قد تصاحب عمليات التنويـــع فانه ليس من المحتمل أنها تسهم فيه مباشرة · وتحت هذه الظروف ، من الممكن النظر الى فقد احدى السنترومبرات والهتروكروماتين المجاور له ، على أنه تخلص من ناتج ثانوى لحدث ينقل اليوكروماتين الى كروموسومات أخرى ، وتبعا لذلك يعيد ترتيب المجموعات الارتباطية · ولكن ، الى أن تزيد معلوماتنا عـن وظيفة الهتروكروماتين ، سيظل من العسير بعض الشيء ، أن نقدر قيمة فقـد أو كسب الهتروكروماتين من الوجهة التطورية ·

وهناك نوع آخر من الفقد ، سبقت الاشارة اليه ، يصح أن نعود الى بحثه ثانية هنا على الرغم من أن التغير ، بالمعنى الحقيقى للكلمة ، ليس نقصا · والمقصود بالاشارة هنا الفقد المستمر لليوكروماتين الذىيحدث نتيجة لتحول اليوكروماتين

الى هتروكروماتين في المادة الأوتوسومية التي تصبح ، عن طريق المصادفة ، جزءا من نظام كروموسومي ناشيء للجنس كما وصفه هيوز ـ شريدر (١٩٤٧) في الفاسميدات • وكما اقترحه سميث (١٩٥٢) في خنافس التنبريونيدات •

وفي هاتين الحالتين ، كما في بعض أنواع النطاط المعينة ذات أنظمة XY الناشئة ، فان فقد الوظائف الوراثية لليوكروماتين يجب أن يكون مصحوبا بواحد من اثنين من التغيرات (١) أن تقوم مناطق أوتوسومية أخرى بالوظائف الوراثية التي كانت للكروماتين الذي يحل به الخمول نتيجة للتحول الى هتروكروماتين • أو (٢) حلول ما يسمى « بالتعويض الجرعي » وهو اصطلاح اقترحه مولر (١٩٥٠) ويستعمل في وصف وجود نظام يسمح للجرعات الجينية المفردة في الكروموسوم X في الجنس المختلف الجاميطات بأن تعطي نفس الدرجة من التأثير ما تعطيه جرعتان من نفس الجين في الجنس المتماثل الجاميطات • وقد يعتقد أن التعويض الجرعي يعمل في أنواع مثل الدروسوفلا حيث الجنسان متماثلان أساسا في الشكل والوظيفة . ولكن لا يعرف الا القليل جدا عن النظام الذي ينشأ عنه كل من التعويض الجرعي أو تحويل اليوكروماتين الى هتروكروماتين بحيث لا يمكن عمل أي شيء أكثر من الاشارة الى أنهما خطوتان تطوريتان مصحوبتان بفقد مفاجيء أو متزايد لليوكروماتين •

التكرارات

هناك اعتقاد شائع بين المشتغلين بالوراثة بأن الجينات لا تنشأ ، حاليا ، في الكائنات من جديد ، وذلك على الرغم من أنه لابد وأن يكون للجين الأول أو الجينات الأولى مثل هذه النشأة عند البداية في الماضي السحيق • كما أنه ، من ناحية أخرى ، من المعتقد أن جميع الكائنات لا تحمل نفس العدد من الجينات ومن ثم فان الفروق في العدد لابد وأن تنشأ عن طريق الكسب أو الفقد • ففي حالة الفقد المفاجيء عن طريق الاقتضاب ، قدأعطى من الأسباب ما يجعلنا نعتبر هذا من الأحداث التطورية غير المحتملة • أما في حالة التكرارات ، فليس لها مثل هذه القيود التطورية • والواقع أنه يبدو أن تكرار المواقع هو الذي يهيىء الطريق المتيسر للحصول على جينات جديدة •

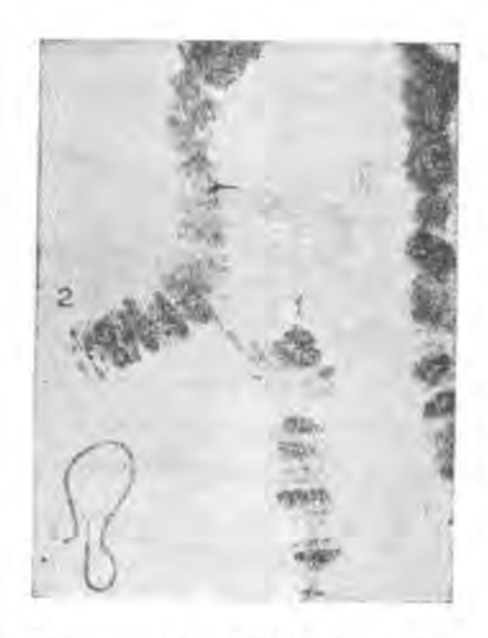
وتتضمن هذه النظرية الفرضية فرضا آخر هو أنـه من الممكن لجينين متماثلين فى الأصل والوظيفة أن يتفارقا عن طريق الطفور الى درجة أنهمـا يصبحان ، بعد مرحلة متأخرةمنالتطور ، يحكمان وظيفتين مختلفتين ومنفصلتين. وبوجه عام ، تؤدى الطفرات الى فقد أو تعويق الوظيفة ولذلك فهى معرضة لأن تستبعد من العشيرة نظرا لعدم الرغبة فيها • ولكن فى حالة وجود الجين الطافر كتكرار مع الجين الذى يعمل طبيعيا فان فرص الاحتفاظ به واستمرار الطفور ، ولربما فى اتجاهات جديدة ، تزداد الى حد كبير (لويس ١٩٥١) •

ولكى نثبت أن مثل هذا الحدث هو أكثر من احتمال نظرى ، يجـب أن تتحقق من ثلاث نقط أساسية (ستيفنز ١٩٥١) : (١) يجب أن يبين عمليـا وجود اثنين أو أكثر من الوحدات التى يمكن فصلها • (٢) يجب اثبات النشأة التكرارية لهذه المواقع من موقع أصلى مفرد • (٣) يجب اثبات الاختلاف النوعى لوظائف هذه المواقع التى تفرقت وكانت فى وقت ما ، سابقا ، متماثلة • فاذا أمكن التحقق من هذه النقط الأساسية فان كل شىء يكون معدا للزيادة مـن مستودع الاختلافات الوراثية ، التى يجب أن يكون متوافرا لكل كائن حى حتى يمكنه استغلال بيئات جديدة أو المحافظة على مركزه فى بيئة متغيرة •

ولهذا ، فان دور التكرارات فى التطور يمكن تناوله عن طـريق بحـث البيانات التى تتصل بالنقط الثلاث الأساسية التى أشار اليها ستيفنز •

فأولا ، هناك قدر كبير من الأدلة ، من النوعين السيتولوجى والوراثى ، يشير الى وجود التكرارات واستتبابها فى العشائر الطبيعية • ويبدو أن أكثرها شيوعا هـو الطـراز الذى يتضمن تكرارات متجاورة للجين وهـو المعروف « بالاعادات » وكما اقترح من زمن بردجز (١٩٣٥) أن أحسن تفسير للتراكيب الشريطية المعروفة «بالازدواجات الشريطية» أو «الحويصلات» فى كروموسومات الغدد اللعابية هو أنها تكرارات شريطية معادة ، وتكون غالبا ، وليس حتما فى ترتيب معكوس ، ويمكن رؤيتها فى خرائط بردجز (١٩٣٥) اللعابية •
وقد جاء الدليل الوراثى المدعم لذلك من دراسة العبور والتغيرات التى تشمل الازدواجات الشريطية • فمثلا يتضمن الازدواجان الموجودان فى المنطقة 89 E من الذراع اليمنى للكروموسوم الثالث سلسلة الاليلات الكاذبة «ثنائى الصدر، bx» (لويس ١٩٥١) ، كما يبدو أن الاليلات الكاذبة للموقع «فرميليون ، V» المرتبطة بالجنس توجدفى الازدواج A_{1-2} 01 بحيث انمايقع فى النصفالأيسر V^1

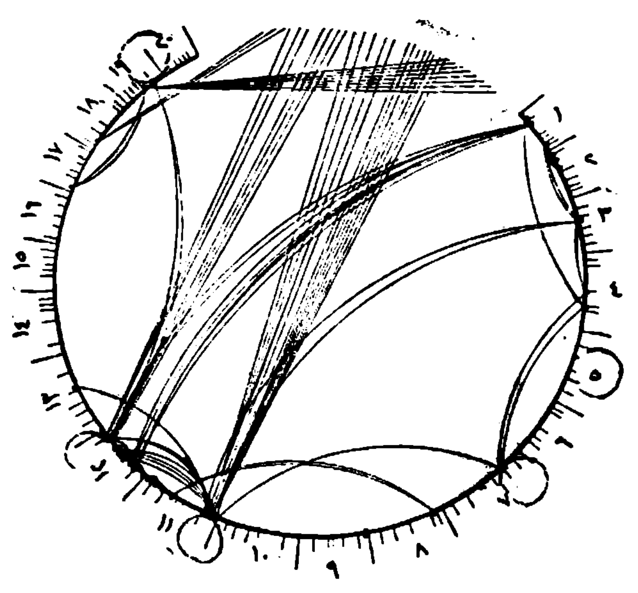
و v^{36f} فى النصف الأيمن (جرين ١٩٥٤) ، كما يرتبط الموقع « المحجب X bx » وأليلاته السائدة والمتنحية بتكرارت المنطقة 17 A - E بالكروموسوم X- (جرين ١٩٥٣) وقد وجدت هذه الأجزاء المكررة ، الشائعة فى جنس الدروسوفلا ، أيضا فى ذبابة الهاموش . سيارا ، (شكل ١٥ ـ ١) ولكن لا يمكن ادراكها سيتولوجيا فى أى طراز آخر من الكروموسومات ٠



(شكل ١٥ ـ ١) تزاوج الاعادات كما تشاهد فى كروموسومات الغدد اللعابية فى السيارا، مما يعكس احتمال وجود تكرارات ٠ وما زال الأمر بأن هذا قد يعكس احتمال وجود هتروكروماتين بينى لم يستبعد بعد

وهناك دليل سيتولوجى آخر على وجود مناطق تكرارية فى الدروسوفلا قدمه سليزنسكى (١٩٤٥) فيما أسماه « التزاوج الأثرى » ويدل ببساطة على بقايا تزاوج سابق يتبقى بعد فلطحة تحضيرات الغدد اللعابية (شكل ١٥ ـ ٢) ٠ وهذه المناطق ، اذا كانت تكرارات حقيقية ، ليست من الطراز التلوى أو التلوى المعكوس ولما كان تزاوجها مع مناطق الكروموسنتر كثير الحوادث ، فهناك ما يدعو الى الافتراض بأنها مناطق هتروكروماتينية تعرض نوعا من التزاوج غير النوعى ٠ ومع ذلك ، فان التراكيب من الطراز الأزدواجى ، كالتى توجد فى المناطق $1E_{3-4}$ و $3C_{4-5}$ و $11A_{8-9}$ وهكذا هى التى يظهر

بها ، على وجه عام ، التزاوج الأثرى • ويفترض سليزنسكى أنها تكرارات تتحول فيها شطرة من الازدواج الى هتروكروماتين ، حيث ان وجود مواقع مكررة يسمح لواحد منها أن يتدهور نتيجة للخمـول • كمـا قد يكون هذا النظام هو الذى يهيىء مصدرا للهتروكروماتين المتخلل • غير أن دراسـات جرين ولويس تدل على أن المواقع التى درساها تتكون من أجزاء عاملة وليست مناطق تتميز الى اجزاء فعالة ووراثيا وأخرى خاملة •



(شكل ١٥ ـ ٢) بيان تخطيطى لمعدل وجود وتوزيع « التزاوج الأثرى » فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ميلانوجاستر • الأقسام الصغيرة قد رقمت طبقا لخريطة بردجز (١٩٣٨) • يمثل كل خط موصل حالة شوهدت للتزاوج وتدل الدوائر الصغيرة على أماكن حدوث تكوينات شبه ـ نوبية • مايلى الجزء العشرين يمثل الهتروكروماتين الأدنى والذى يكثر فيه تماما التزاوج •

والأدلة الوراثية على وجود التكرارات الجينية مستفيضة فى الدروسوفلا، ولكن لا يعنى هذا بأية حال أن ذلك مقصور على هذا الجنس • ويرتكز الدليل على التماثل الوظيفى للجينات المتجاورة وكذلك على الحقيقة بأنه يمكن عن طريق العبور فصل هذه الجينات بعضها عن بعض • والمواقع نجمى ـ نجيمى (S - ast) ومقصـوم الأشـواك ـ شبيه المقصوم (sb - sbd) ، وثنـائى الصدر ـ شبيه ثنائى الصدر (bx - bxd) ، هى أمثلة لهذه التتابعات المكررة (لويس ١٩٥١) • والتتابعان الأولان ثنائيا التكرار في حين أن الأخير ثلاثى

التكرار بما يماثل مواقع « لوزنج » (lz) الثلاثية التكرار والتى وصفها جرين وجرين (١٩٤٩) • ومن المعروف أيضـــا أن المنطقة درعى ـ غائب الأشواك (sc - ae) وكذلك الموقع أبيض العين (w) فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا ، تكرارات جينية متتابعة • والأمثلة المفروض أنها مكررات تلوية فى الكائنات الأخرى تشمل بضع الطفرات الخاصة بالذيل فى الفأر (دن وكسبارى ١٩٤٥) ، والموقع Q فى النيوروسبورا الذى يتصل بخطوات تخليق حامض النيكوتينيك (بونار ١٩٥١) ، ومواقع البيوتين فى اسبرجيللس نيديولانز (بونتكورفو ١٩٥٣) ، وطوافر الكلوروفيل فى الذرة (ماكلنتوك ١٩٤٤) • وتقع أيضا الطوافر r فى البكتريوفاج (بنزر ١٩٥٥) ، وطوافر النقص الاغتذائى فى السالمونللا (ديمرك وبلومستراند وديمرك ١٩٥٥) فى هذا القسم •

وكان معظم هذه الجينات سابقا يقسم على أنه من أمثلة الأليلية المتعددة وذلك الى أن أمكن التحقق من انفصالها اما عن طريق العبور واما عن طريق الفقد المستقل لأى منها • كما أمكن فى بعض الحالات بيان أن كلا من الجينات المنفصلة له مجموعته الخاصة من الأليلات الحقيقية ، المماثلة والموازية فى العمل، لأليلات الجين المجاور • وكذلك فان فعل الجينات الكابتة التى تؤثر على شطر من موقع مكرر ولا تؤثر على الشطر الثانى يدعم الرأى بطبيعتهما المنفصلة والمميزة (جرين ١٩٥٤) • وعلى أساس أن الجين لا يمكنه ، بسبب تركيبه الجزيئى ، أن يكون مصدرا للتباين ، دون حدود ، فان هذا التوازى بين الأليلات متوقع ومعقول • وان تماثل أنماطها فى الطفور ، بالاضافة الى تلازمها فى تراكيب الازدواجات ، لما يدعم بقوة الاستخلاص بأن المواقع الثنائية أو الثلاثية التكرار قد انبثقت من موقع أصلى واحد •

وتحقيق النقطة الأساسية الثالثة ـ وهى أنه يمكن للموقع المكرر أن يقوم بوظيفة مختلفة نوعيا مما يهيىء مصدرا لجينات جديدة ولتباين اضافى ـ أكثر صعوبة فى اثباتها • فاذا فرضنا أن الجينات المكررة قد تفارقت الى درجة كبيرة وتباعد كل منها عن الآخر فى وظيفته بحيث لم يعد من الممكن ادراك تكرارها فانه يكون من العسير بالتأكيد اثبات ذلك ، حيث يصبح من المستحيل التفرقة بينهما وبين جينين متجاورين ليس بينهما علاقة • ولهذا يصبح من الضرورى تناول الجينين وهما مازالا فى مرحلة انتقالية ، بما تبقى معها من أدلة على حقيقة أصلها وانبثاقهما من جين سابق واحد ، ولكـن

يكون ما بينهما من التفارق فى فعلهما كافيا لتبرير الافتراض بأن مزيداً من التفارق كفيل بأن يؤهل كلا منهما لأن يعتبر ذا نظام للعمل مختلف تماما عن الآخر • وحاليا هناك سبيلان لطرق هذا الموضوع •

والسبيل الأول هو الذى سلكه لويس (١٩٥١ ، ١٩٥٤ ، ١٩٥٥) ويمكن توضيحه بحالة نجمى ـ نجيمى السابق وصفها وكذلك بالتحليل الذى أجراه لمنوال العمل للمواقع الثلاثة فى المركب ثنائى الصدر ـ شبيه ثنائى الصدر • فاذا أقيم الافتراض الابتدائى بأن الجينات تعمل ، عن طريق وسط الخلية ، لتطبع تغيرا واضحا فى الكائن ، يمكن ، عندئذ ، أن يحدث أحد شيئين :

(١) اذا كانت الجينات لم تتفارق فى عملها ، فان استخدامها للبيئة العميلة يكون متماثلا نوعيا ، كما يكون تأثيرها المظهرى متماثلا أيضا ، ولكن بدرجات متفاوتة تتوقف على كفاية المواقع الثلاثة المعينة • ولما كان المظهر bx مخالفا للمظهر bxd ، وكان يعطى Bx 1 الخليط (الأصيلى مميت) يعطى مظهرا يشبه الأصيل المزدوج bx bxd ، فانه يمكن افتراض أنه قد حدث تفارق فى عمل هذه المواقع • على أنه يمكن اعتبار أن عمل الجينات الثنائية التكرار ، والتى تعطى فى الجيل الثانى النسبة ١٥ : ١ الخاصة بالهجين الثنائى ، متماثل ، ولكن لما كان هذان الجنينان ، غالبا ، لا يقع أحدهما الى جانب الآخر بل يكونان حتما فى كروموسومين مختلفين لكى يعطيا النسبة ١٥ : ١ ، فانه من المستحيل اثبات أن نشأتيهما ترجع الى موقع أصلى واحد •

(٢) أما اذا كانت الأليلات الكاذبة قد تفارقت فى عملها ، فان التفاعلات المتضمنة يمكن أن تكون اما تنافسية واما تتابعية فى طبيعتها • وقد اعطيت فى الباب الثانى عشر ، الأسباب التى تدعو للاعتقاد بأن طراز التفاعل التتابعى يفسر الموقف فى الدروسوفلا • وقد أمكن باستخدام الطرق الفنية المستعملة فى الوراثة الكيميائية الحيوية ، بيان أن هذه الخطوات التتابعية محكومة بالجينات ، ولكن لم يمكن عمليا توضيح الأصل المشترك للجينات الداخلة فى التفاعلات فى أية حالة منها • غير أن حالة الموقع Q فى النيوروسبورا وحالة مركب تخليق البيوتين فى الأسبرجيللس تشيران الى مثل هذا الموقف • كما يعتقد لويس أن مركب ثنائى الصدر ـ شبيه ثنائى الصدر فيه تحقيق له • فالمواقع الثلاثة bx و Bx 1 و bxd بهذا الترتيب يقع الواحد منها على بعد من الآخر بمقدار ٠٫٠٢ و ٠٫٠١ وحدة خريطية على التوالى • ويحكم الجينان bx و bxd تكوين الصدر بطريقة تشير الى أنهما يقودان خطوات تختلف من الوجهة

الجنينية فى الوقت والتركيب البنـائى • أما Bx 1 فيسلك بطـريقة تشبه الطافر المزدوج bx bxd ولكنه يعطى ، فى توافيق معينة من التركيب العاملى ، المظهر bx ويعطى فى توافيق أخرى المظهر bxd ويعطى أيضا فى توافيق ثالثة المظهر المزدوج bx ـ و bxd • وتظهر فى جميع هذه الحالات ظاهرة تأثير الموضـع حيث ان المهـم ليس التركيب العامـلى الكلى فقـط بل أيضا ترتيب الجينات كل منها للآخر • وقد أمكن لويس ، من دليل ذى طبيعة معقدة جدا ، بيان أن المركب bx - Bx1 ـ bxd يحكم سلسلة من التفاعلات التتابعية • ويشير هذا الدليل من جانب آخر الى نشأتها من موقع سـابق واحـد ، اما عن طريق التكرار واما عن طريق التجزئة (وهما ليسا نفس الشيء من الوجهة التركيبية ولكنهما يؤديان الى نفس النتيجة النهائية من الوجهة الوراثية) ، فهما يشيران بقوة الى أن التكرار هو احدى الطرق الهامة التى يمكن بوساطتها للجينات أن تزيد من عددها •

وقد تناول ستيفنز (١٩٥١) هذا الموضوع من وجهة مخالفة للنظر فالقطن الأمريكى المنزرع ، جوسيبيوم هيرسوتم ، رباعى خلطى للمجموعات مستمد من نوعين ، أسهم احدهما بالمجموعة A المكونة من ١٣ كروموسوما وأسهم الآخر بالمجموعة D المكونة من عدد مماثل • ويحكم تكوين الانثوثيانين جين R فى كل من المجموعتين • ويرتبط هذا الجين ارتباطا وثيقا فى كل من المجموعتين بجين Cl الذى يحكم طابع التفريع • وجلى أن هذين الجينين متناظـران ، ولـذا فان الربـاعى الخلـطى يحمـل مجمـوعتين من كـل منهمـا • ولمـا كانت المجموعتان الكروموسـوميتان A و D قـد بقيتا مفصولتين أزمانا طويلة ـ حيث انهما ، على الترتيب ، من أصل أمريكى وأصل أسيوى ، ولم يجتمعا معا ليكونا القطن المنزرع الا فى الزمن قبل الكولومبى ـ فمن المعقول أن نبحث احتمال تفارقهما فى العمل عن طريق الطفور • فنتوقع اذا كانا متماثلين تماما فى عملهما أن نحصل فى الجيل الثانى على النسبة الخاصة بالجينات ثنائية التكرار أى النسبة ١٥ : ١ والتى لا يختلف فيها مظهريا غير المتنحى المزدوج • على أن الجينين R كانا مختلفين وأعطيا النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١ ، كما يبدو أن الجينين Cl يعطيان سلوكا وراثيا مماثلا • ومن الصعب تفسير عدم امكان الأليل العادى لأى من الجينين أن يحجب الأليل المتنحى فى الموقع المكرر النظير ما لم يكن قد تم تفارقهما • غير أنه ، من ناحية أخرى ، قد وجدت حالات ثنائية وثلاثية التكرار (١٥ : ١ و ٦٣ : ١) فى الأقماح العديدة المجموعة مما يشير الى أنه ليس من الضرورى حـدوث التفارق رغم المـدد الطويلة للانفصال •

وختاما ، فان الأدلة المتوافرة تؤيد بقوة الفكرة أن التكرارات التى تحدث فى الكائنات الثنائية المجموعة عن طريق الأجزاء الكروماتينية المكررة وفى عديدات المجموعات الخلطية عن طريق مضاعفة الكروموسومات النظيرة (أو شبه النظيرة) تهيىء وسيلة لنشأة جينات « جديدة » بمعنى أن وظيفتها الأصلية قد تغيرت بحيث تعطى تعبيرات مظهرية مختلفة تماما نوعيا · وحاليا ، لا يوجد الا قليل من الأدلة التى تشير الى مدى انتشار هذه الظاهرة أو حتى تشير الى مدى أهميتها فى التطور ، والحالات التى درست مبعثرة · ولكنه من الجلى أيضا أن البراهين القوية التى يجب توافرها للاقرار الايجابى لمثل هذا التفارق الجينى لما يحدد الامكانيات المحتملة للبحث · ومن المحتمل أن تعطينا أكثر الأمثلة صلاحية نتائج لا تزيد على أنها ايحائية ·

الانقلابات

الانقلابات غير الشاملة للسنترومير هى أعظم طرز التغيرات من حيث شيوع وجودها فى العشائر الطبيعية · وتشير الدلائل الى أنه يمكن أن نتوقع وجودها فى أية عشيرة طبيعية كبيرة · غير أن توزيعها ليس عشوائيا تماما ·

ففى الدروسوفلا ، يبدو أن فيريليس وهايدياى هما النوعان الوحيدان اللذان يفتقران الى وجود الانقلابات بينما تتباين فى الأنواع الأخرى · درجة انتشارها وربما كانت د · ويليستوناى هى التى تعرض أعظم درجة لهذا الطراز من التعدد الشكلى للكروموسومات ، حيث قد عرف حوالى ٤٠ انقلابا متنوعا فى الكروموسومات المختلفة · كما وجد اختلاف فى د · سودوأبسكيورا و د · برسيميليس فبينما تقرب الانقلابات من العدد السابق الا أنها تنحصر غالبا فى الكروموسوم الثالث · ويعرف أيضا كثير من أجناس النبات التى تحتوى على انقلابات · ولكن فيما عدا أجناس ذات الجناحين فانه لايعرف عن معدل وجودها فى الحيوانات الا القليل نسبيا ، وذلك مع استثناء أنواع النطاط حيث يبدو أن الانقلابات تكاد تكون غائبة تماما فيها (هوايت ١٩٥٤)·

وتتركز الأهمية التطورية للانقلابات غالبا حول الطراز غير الشامل للسنترومير · وبالطبع تعتبر الانقلابات الشاملة للسنترومير أداة فعالة فى تغيير موضع السنترومير ، وعلى هذا يمكن اعتبارها مسئولة عن تغيرات فى الطراز المجموعى ، كما يؤدى العبور داخلها الى حدوث تكرارات واقتضابات فى

تراكيب الجاميطات الناتجة ، ونتيجة لذلك فانها تعمل على خفض درجة الخصوبة، كما أنها تقلل الاتحادات الجديدة بين الجينات الواقعة داخل الانقلاب (الكساندر ١٩٥٢ ، باترسون وستون ١٩٥٢) • ومن ناحية أخرى ، فان قلة وجودها النسبى يشير الى أنها تلعب دورا صغيرا فى التطور • وذلك بالرغم من أنها قد تحمى من الاستبعاد المباشر ويحتفظ بها آخر الأمر بالعشيرة ، اذا كانت مصحوبة بانقلابات غير شاملة للسنترومير التى تقلل العبور •

وقد لا يقلل الانقلاب غير الشامل للسنترومير من العبور داخل حدوده ، ولكنه يحتفظ بالمركب الجينى ككتلة سليمة ، حيث ان جسر الانقلاب ، فى الحيوانات على الأقل ، يستبعد الى الجسم القطبى • أما فى النباتات فقد يقع قدر كبير من موت الزيجوت بسبب اشتمال نواة البيضة العاملة على كروموسومات بها اقتضابات وتكرارات (رودز ودمبسى ١٩٥٣) • على أن العشيرة الطبيعية ، بصفة عامة ، تتحمل الانقلابات الى درجة كبيرة ، ومع استمرار عزل كل من هذه الكتل الكروماتينية ، فانها ستميل الى أن تصبح مختلفة عن الكتل الأخرى المعزولة مثلها ، وذلك عن طريق الطفور العشوائى • وحيث ان عملية الانتخاب لا تعمل على جينات مفردة وحدها بل على مركب الجينات الذى يحمله الفرد ، فان هذه المستودعات الجينية ، التى تختلف فى الحجم تبعا لطول الانقلاب ، تكون ذات طاقة تطورية أشد فى تعبيرها الفورى من تعبير المستودعات الجينية التى يعاد توزيع توافيقها باستمرار عن طريق تكوين اتحادات جديدة وراثية • ولما كان تكوين اتحادات جديدة داخل الانقلاب لا يجرى الا عن طريق العبور المزدوج ، ولما كانت نسبة العبور المزدوج تزداد كلما زاد طول الانقلاب ، فانه يمكن افتراض أن التطور يميل الى الاحتفاظ باكثر أحجام الانقلاب ملاءمة • وقد ساعدت دراسات دوبزانسكى (١٩٥١) والمشتغلين معه على توضيح الطريقة التى تهيىء بها الانقلابات التباين الضرورى لسير عمل أنظمة الانتخاب •

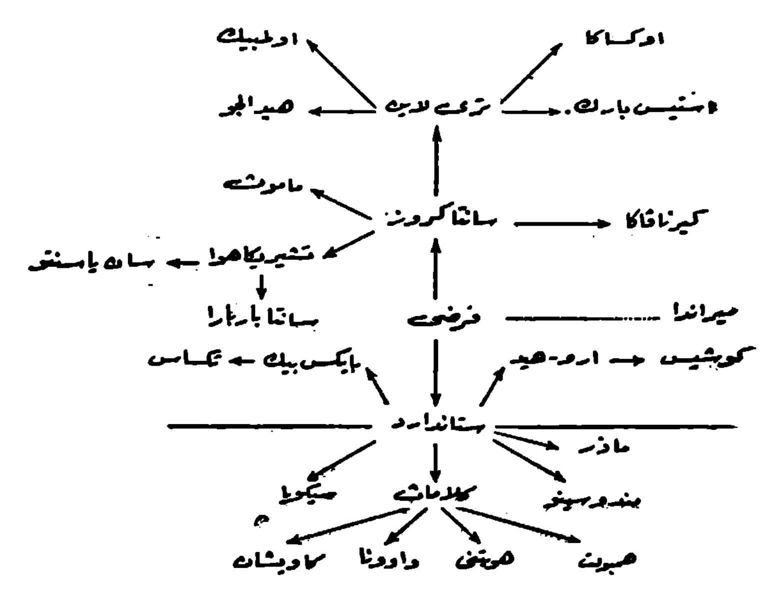
وقبل بحث الدور الوراثى الذى تلعبه الانقلابات يجب أن نبين أنه من الممكن أن نبنى شجرة عائلية من الانقلابات التى ظهرت مع الوقت علاقة كل منها بالانقلابات الأخرى • ولا يمكن عمل هذا الا فى حالة الانقلابات المتداخلة فقط• وقد انحصرت معظم الدراسة على نوعى الدروسوفلا سودوابسكيورا وبرسيميليس ، المنتشرين فى نفس الوقت معا فى كل مكان • ونجد فى شكل ١٥ ــ ٣ تخطيطا بيانيا للشجرة العائلية لانقلابات الكروموسوم الثالث لهذين النوعين •

وطريقة التعليل التى يعتمد عليها بناء هذه الشجرة هى كالآتى : أنه عن طريق حدوث انقلابين متتابعين متداخلين أصبحت الكروموسومات الثلاثة يختلف كل منها عن الآخر على الوجه التالى (نقط الانفصام مبينة بقواطع رأسية مبينة) :

I	١	٢	٦	٥	٩	٨	٧	٣	٤	١٠	١١
II	١	٢ |	٣	٤	٥	٦ |	٧	٧	٨	١٠	١١
III	١	٢ |	٦	٥ |	٤	٣ |	٧	٨	٩ |	١٠	١١

فترتيب نشأتها تعاقبيا يجب أن يكون I ← II ← III أو III ← II ← I • فلا يمكن أن يعطى التنظيم I مباشرة التنظيم III أو العكس وذلك باستثناء حدوث أربعة انفصامات فى نفس الوقت واعادة التحامها على النحو المناسب • ولما كان من الممكن بيان أن الانقلابات السبعة عشر المختلفة فى سودوابسكيورا و برسيميليس يتصل بعضها ببعض بحدود متراكبة ، فانه يبدو من المنطق أن نعتبر علاقاتها كما هى مبينة بالشكل ١٥ ــ ٣ • فالتنظيم ستاندارد (ST) هو الوحيد المشترك فى كل من النوعين بينما التنظيم الفرضى لم يعثر عليه • وستعطى ، فيما بعد ، أسباب تدل على أنه كان موجودا فى وقت ما ولكنه قد اندثر من العشائر الموجودة حاليا نتيجة للانتخاب •

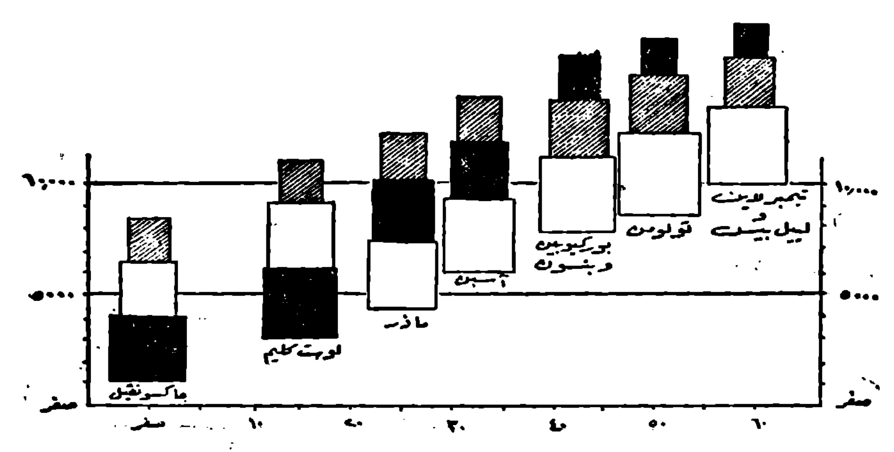
وتعيش دروسوفلا سودوابسكيورا ودروسوفلا برسيميليس فى الجزء الغربى من أمريكا الشمالية من جنوب كندا حتى داخل المكسيك • وليس هناك طراز واحد من هذه الانقلابات يوجد فى جميع الأنحاء على مدى التوزيع • وفى العشيرة الواحدة توجد انقلابات مختلفة وصل عددها الى ثمانية • ولكن عند توقيع رسم توزيع الانقلابات على أساس المناطق أو الفصول وجدت طوابع معينة لمعدلاتها (دوبزانسكى وآبلنج ١٩٤٤ ، دوبزانسكى ١٩٤٨ أ) • وبالرغم من أنه قد توجد فروق فى الطابع لا يبعد أحدها عن الآخر أكثر من بضعة أميال قليلة ، الا أنه من الواضح تماما أن انقلابات معينة أو توافيق منها بالذات تكون موائمة لضروب بيئية معينة • وهذا مبين فى شكل ١٥ ــ ٤ لثلاثة تنظيمات جينية • ومن الواضح أن التنظيم ST (ستاندارد) فى الارتفاعات المنخفضة من جبال سيارا نيفادا ، أكثر وجودا من التنظيم AR (أرو ــ هيد) ، ولكن مع زيادة الارتفاع تنقلب سيادة الوجود للطراز الأخير•



شكل ١٥ ـ ٣ : لوحة بيانية للتسلسل النشوئى للتنظيمات الجينية القلوية التي وجدت فى الكروموسوم الثالث فى دروسوفلا سودوابسكيورا ود • برسيميليس • استقر الرأى على هذه العلاقات عن طريق استخدام الانقلابات المتداخلة • التنظيمات التى يصل بينها سهم واحد هى التى تختلف فى انقلاب واحد غير شامل للسنترومير • التنظيمات المبينة أعلى « التنظيم ستاندارد » توجد فقط فى د • سودوابسكيورا • أما المبينة اسفله فتوجد فقط فى د • برسيميليس ، مع اشتراك وجود « التنظيم ستاندارد » فى كل من النوعين •

أما التنظيم CH (تشيريكاهوا) فيظهر تغيرا أقل مع تغير الارتفاع عما يظهره الاثنان الآخران • وعند جبل سان ياسنتو ، فى كاليفورنيا أيضا ، نجد علاقة مماثلة ولكنها عكس الأولى تقريبا • فبينما نجد أن التنظيم ST ، كما فى السيارا ، هو أكثرها وجودا فى الارتفاعات المنخفضة وأقلها فى المرتفعة ، غير أن تبادل سيادة الوجود كان مع التنظيم CH ، حيث كان قليل الوجود فى الارتفاعات المنخفضة وكثيرة فى المرتفعة بينما لم يظهر التنظيم AR غير قليل من التغير •

فاذا اعتبرنا أن الارتفاع يهيىء منحدرا حراريا ، فانه من المتوقع اذا ، أن ST ، عند أى ناحية واحدة معينة ، يكون فى أعلى كثافة للعشيرة أثنـــاء أشهر الصيف الحارة (يونية ـ يولية ـ أغسطس) بينما فى جبـــل سان ياسنتو مثلا ، يكون التنظيم CH فى الصعود أثنــاء الفترة المعتدلة الحرارة (مارس الى يونية) • ويبين الشكل ١٥ ـ ٥ أن ما توقعناه قد تحقق ، مـــع ظهور عدم استجابة التنظيم AR نسبيا فى هذه الوجهة •



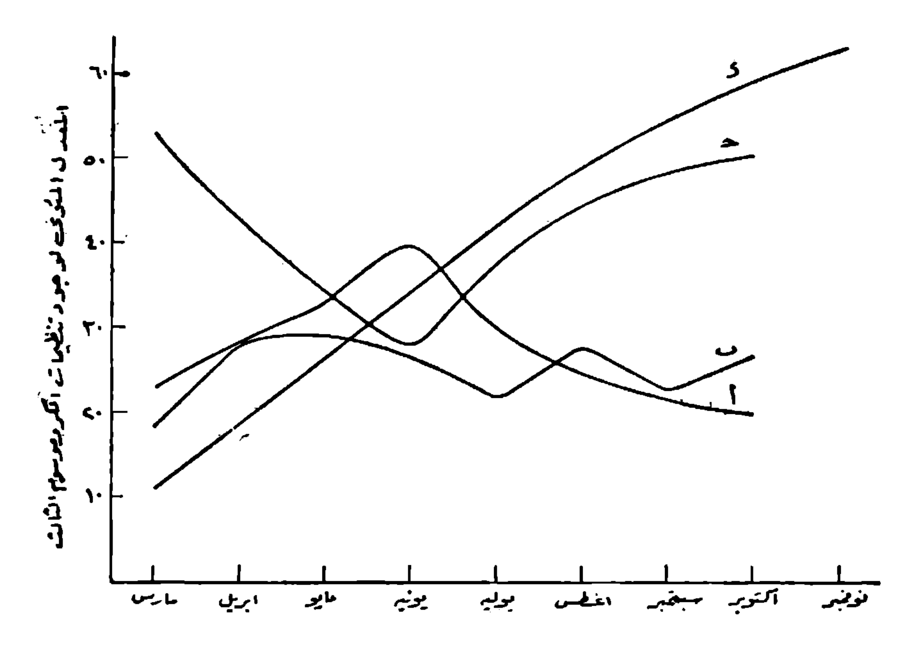
شكل ١٥ ـ ٤ : معدلات وجود كروموسومات « التنظيم ستاندارد » (الأسود) و « التنظيم ارو ـ هيد » (الأبيض) و « التنظيم تشيريكاهوا » (المخطط) فى دروسوفلا سودوابسكيورا على ارتفاعات مختلفة من جبال سيارا نيفادا • الأبعاد الراسية بالأقدام والأفقية بالأميال •

ويمكن وضع الحالة السائدة فى العشائر الطبيعية تحت الاختبارات التجريبية • وضعت عشيرة من الدروسوفلا سودوابسكيورا مؤلفة من ١١٪ للتنظيم الكروموسومى ST و ٨٩٪ للتنظيم CH فى قفص تربية (دوبزانسكى ١٩٤٨ ب ، ١٩٤٩ ، ١٩٥١) • وعلى درجة ٢٥° مئوية بدأت العشيرة فى التحول ببطء الى أن وصلت العشيرة الى حالة توازن بعد حوالى تسعة أشهر وكانت مكونة من ٧٠٪ ST و ٣٠٪ CH (شكل ١٥ ـ ٥ المنحنى د) • وعلى درجة حرارة ١٦° مئوية لم يكن هناك تحول ملحوظ فى حالة العشيرة ، ويبين الشكل (١٥ ـ ٦) هذه النقطة على مدى فترة زمنية قصيرة • على أن الموقف فى دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على العكس من ذلك حيث ان التنظيمات الكروموسومية المختلفة ، على درجة حرارة ١٦° مئوية لها قيم تواؤمية مختلفة ولكنها تميل الى التساوى على درجة حرارة ٢٥° مئوية (سبايس ١٩٥٠) •

وتشير هذه المشاهدات الى استخلاصات ونتائج معينة • فأولا ، من الواضح أن لمركبات الانقلاب قيما انتخابية محددة • وثانيا ، أن فروق القيم الانتخابية كبيرة الى درجة كافية لأن تبقى العشيرة فى حالة دائمة التغير بسبب الطبيعة المتغيرة للبيئة المحلية • وثالثا ، أن الخليط ST/CH يتمتع بميزة انتخابية أعلى من التركيبين الأصيلين (CH/CH أو ST/ST) وبعبارة أخرى ، أن

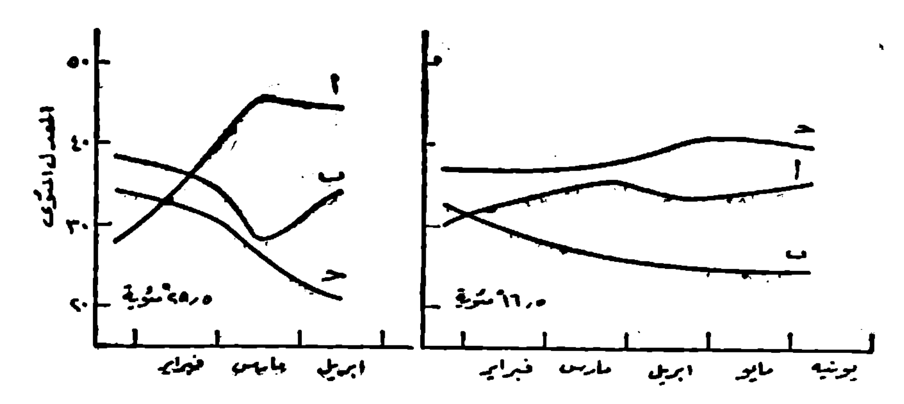
تكوين العشيرة فى أى وقت وفى أى مكان يتوقف على البيئة المعينة السائدة ، وأن كل عشيرة كهذه يمكن اعتبارها ذات طبيعة شبيهة بالطراز البيئى الذى يتذبذب حول طابعه القياسى

وعند هذه النقطة يمكن اثارة بعض الأسئلة المعينة فما هى طبيعة النظام الوراثى الذى يسمح بتحقيق ضبط التوازن المستمر الدقيق للعشيرة ، كلما تغيرت البيئة ؟ ولماذا يستمر وجود بعض الانقلابات المعينة فى عشيرة بدلا من استئصالها ؟ ولماذا تستبعد بعض الانقلابات المعينة ، من التى لها علاقة بالانقلابات الموجودة بالعشيرة ؟



شكل ١٥ ــ ٥ معدلات التنظيمات (أ) « تشيريكاهوا » و (ب) « أرو ــ هيد » و (حـ) « ستاندارد » فى دروسوفلا سودوابسكيورا كدالة للتغيرات الموسمية فى منطقة جبل سان ياسنتو بكاليفورنيا يمثل المنحنى د التغير الموسمى فى عشيرة تجريبية « بالتنظيم ستاندارد » حيث كانت العشيرة الابتدائية فى شهر مارس مؤلفة من ١١٪ « ستاندارد » و ٨٩٪ « تشيريكاهوا » ·

وتتصل الاجابات عن هذه الأسئلة بطبيعة هذه الانقلابات وتأثيرها على التكوين الوراثى للعشيرة ووجود انقلاب فى حالة خليطة ينتج عنه منع جزء من الكروموسوم ، بما يحتويه من جينات ، من تكوين اتحادات جديدة عاملة عن طريق العبور · وكلما قصر طول الانقلاب قل احتمال حدوث العبور



شكل ١٥ ـ ٦ : التغيرات فى معدلات وجود ثلاثة انقلابات فى الكروموسوم الثالث فى دروسوفلا سودوابسكيورا عند تربيتها تحت الظروف المعملية على درجة ٢٥° مئوية (الى اليسار) ، وعلى درجة ١٦٫٥° مئوية (أعلى اليمين) ٠ (أ) « ستاندارد » ، (ب) تشيريكاهـوا ، (حـ) ، ترو ـ هيد ٠

المزدوج ، ونتيجة لذلك ، تستمر الجينـات فى هذه القطعة كما هى دون تبادل ٠ وتميل هذه القطع الآمنة الى التفارق الواحدة منها عن الأخرى عن طريق الطفور العشوائي ويصبح الموقف معدا لاستتباب نظام يرجع وجود الحالة الخليطة للانقلاب ٠ ولما كانت أغلبية الطفرات ضارة وعشوائية فان الانتخاب سيكون ضد الحالة الأصيلة وفى صالح الحالة الخليطة بسبب تأثيرات قوة الخليط (قوة الهجين) ٠ فاذا كان الانتخاب هو لصالح الخليطة وليس لكتلة جينية مفردة ، فانه لن يستبعد أى من الانقلابين من العشيرة ٠ ولكن لما كانت الكتل الجينية المفردة تتمتع بقيم تواؤمية تختلف باختلاف البيئات ، فان البيئة المتغيرة هى التى تحدد ، عند أية فترة زمنية معينة ، النسبة الصالحة للأفراد الأصيلة والأفراد الخليطة التى تلائم هذه البيئة ٠ فمثلا ، يمكن أن يقال عند مقارنة التنظيم ST مع AR او CH أنه ذو قيمة تواؤمية متفوقة على الارتفاعات المنخفضة وفى درجات الحرارة المرتفعة ولكن وجود AR و CH يهيىء قـوة الخليطـة التى تسـهم بها الأفراد الخليطة ، وكذلك المـرونة الضرورية للنجاة من تغيرات الحرارة ٠ ومن جهة أخرى ، فان تفوق الأفراد الخليطة لا يتوقف على الجينات فقط التى تقع داخل الجزء المنقلب ، بل على تفاعل الطرز المجموعية (التنظيمات الكروموسومية) الأخرى الموجودة فى نفس العشيرة (ليفين وبافلوفسكى ودوبزانسكى ١٩٥٤) ٠ ولذلك فان حالة متوازنة من تعدد الصور ، مهما كانت حساسة كما هو الوضع ، ستكون لها

القدرة على الاستجابة لمجموعة من البيئات الفيزيائية والغذائية والوراثية ، تضفي كل منها تأثيراتها الخاصة بها (دوبزانسكي وسباسكي ١٩٥٤) ٠

والموقف الموصوف فيما سبق خاص بنوع مرن مثل دروسوفلا سودو ـ أبسكيورا ٠ ونفس الشيء صحيح لنوع دروسوفلا برسيميليس الشديد القرابة له وكذلك لنوع دروسوفلا ويليستوناى المنتشر جدا في امريكا الجنوبية ، وبـ حوالى ٤٠ انقلابا معروفا ، معظمها قصيرة الطول ولهذا النوع القدرة على شغل مواطن بيئيه واسعة التنوع الى درجة كبيرة ، ويبدو من المعقول أن نعزو هذه المرونة الى نظم الانقلاب التي يحملها ٠

غير أن دروسوفلا بروسالتانز نوع جنوبي أيضا ولكنه يختلف عن د ٠ ويليستوناى و د ٠ سودوأبسكيورا فهو يشغل دروبا بيئية متخصصة جدا ولا يصل الى كثافات عشائرية مرتفعة (دوبزانسكي وسباسكي ١٩٥٤) ٠ وتدل تجارب التربية على أنه لا يعتمد في تواؤمه على نظام الانقلابات الخليطة وما يصاحبها من قوة الخليط ولكن على القيم الانتخابية المرتفعة لتركيبها الكروموسومي والوراثي في الحالة الأصيلة . وعلى هذا فان ضرر التربية الداخلية في د ٠ بروسالتانز ليس شديدا كما هو في الأنواع الأخرى ، فيحتوى الكروموسوم الثالث في عشائره الطبيعية على حوالى ٩ ـ ١٠٪ فقط من العوامل المميتة أو شبه المميتة في حين يحتوى في ويليستوناى وسودوأبسكيورا وبرسيميليس على ٢٥ ـ ٣٢٪ و ٢١ ـ ٣٣٪ و ٢٥٪ على الترتيب ٠

ويوجد في عدد من الأنواع الأوروبية ، مثل دروسوفلا أمبيجيوا ود ٠ أبسكيوروبديس ، موقف على نقيض الموجود في د ٠ بروسالتانز وهذه الأنواع تكاد لا توجد في حالة أصيلة وقد تكون الحالة الخليطة للانقلابات اجبارية في الواقع (هوايت ١٩٥٤) ٠ غير أنه ليس من المؤكد في هذه الأنواع ما اذا كان الفرض الاجباري لقوة الخليط ضروريا لحفظها أم أن الحالات الأصيلة للتغيرات التركيبية مميتة ٠

وقد بحث والاس (١٩٥٣ أ ، ب) موضوع استبعاد انقلابات معينة من العشيرة ٠ ويؤخذ مما قيل أنه يبدو أن الدور التطوري الرئيسي للانقلابات هو كبت تكوين الاتحادات الجديدة وبذلك تحفظ قطعة من الكروموسوم ، ذات قيمة انتخابيه في بيئة معينة ، سليمة دون تغير ٠ الا أن هناك طوابع لاجتماع الانقلابات في العشيرة ، تشير الى أن توافيق معينة من الانقلابات تكون مناسبة لمنطقة ما في حين أن توافيق أخرى لاتناسبها ٠ وكما يتبين من شكل (٢٥ ـ

٧) فان AR و PP (بيكس بيك) هما التنظيمان الرئيسيان فى الجنوب الغربى فى حين أن AR و ST و CH هى التنظيمات الرئيسية فى الغرب •

ونظرا لسيادة هذه التنظيمات وتفوقها ، يجب أن تكون الكتل الجينية التى تعزل عن طريقها من الحجم المفضل • ويعزل التوفيق التنظيمى AR - PP حوالى ٦٠٪ من طول الكروموسوم الثالث ، والتوفيق AR - ST حوالى ٣٥٪ ، والتوفيق CH - ST حوالى ٥٥٪ • والتوفيقان AR - PP و ST - CH معقدان من حيث ان خطوتين أو أكثر تفصل انقلابى كل منهما عن الآخر (شكل١٥-٣). وعلى الرغم من طول الكتلة الجينية فان العبور لا يجزئها • غير أن AR يختلف عن ST بانقلاب واحد والكتلة الجينية فى توفيقهما أقصر بكثير منها فى التوفيقين الآخرين ، مما يدل على أن الطول المفضل يحكمه درجة تعقيد التوفيق الخليط • وتدل مقارنة أخرى لتوافيق انقلابية موجودة على أن التوافيق التى تزيد أو تنقص عن الطول المفضل لا تكون أبدا ، رغم وجودها ، نسبة كبيرة من العشيرة من حيث عدد الأفراد فى حين أنها قد تصل الى ذلك من حيث عدد الأماكن التى توجد بها • ويظهر أن هذا يرجع الى أن الكتل الطويلة تجزئها الاتحـــادات الجديدة فتفقد بذلك القيمة التواؤمية للكتلة الجينية المعزولة ، فى حين أن القصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذى يكفى لتجمع الطفرات الضرورية لأن تعمل عليها القوى الانتخابية •

وظهرت نقطة أخرى هامة ، وهى أن ثلاثة من التنظيمات ، التى تتصل فيما بينها بالتتابع البسيط ، يندر أن تشغل نفس المنطقة • فمثلا التنظيمان ST و AR والتنظيمان AR و PP يؤلف كل منهما نظاما متوائما ، ولكن لم توجد عشيرة تحتوى على التوفيق الثلاثى AR - PP - ST تتوافر فيها التنظيمات الثلاثة بنسب عالية ، فاما أن يكون PP نادرا و AR و ST وفيرين واما أن يكون ST نادرا و AR و PP وفيرين • ويعتقد والاس ان التنظيم الثالث فى هذه العشائر - اى PP او ST حسبما يكون أيهما هو الأندر - يستبعد أساسيا لأن وجوده يساعد على تجزئة المركبات التواؤمية عن طريق الاتحادات الجديدة • ولا يسلك التوفيق الثلاثى ST — PP — AR هـــذا النحو ، ولربما يكون هذا هو السبب فى فقد التنظيم الافتـــراضى المبين بشكل ١٥ - ٣ • وتشير هذه النظرية الفرضية بقوة أشد الى الحقيقة فى أن الانقلابات هى عوامل هامة جدا فى المواءمة البيئية وأن تعـــدد الصور المتزن التى تخلقها الانقلابات يتم ضبطها على نحو غاية فى الدقة •

ويبقى السؤال الخاص بما اذا كانت الانقلابات تخدم كمراكز لتطور الأنواع متطلبا الاجابة عنه • وبمقارنة أنواع متصلة القرابة ـ مثل سودو



شكل ١٥ ـ ٧ التلازمات الرئيسية بين انقلابات الكروموسوم الثالث فى دروسوفلا سودوابسكيورا فى غرب الولايات المتحدة •

ابسكيورا وبرسيميليس وميراندآ ـ يتبين وجود عدد من الانقلابات المميزة • ومع هذا فقد وجدت أنثى من الدروسوفلا ويلستوناى خليطة لستة عشر

انقلابا • ومن الواضح أن الانقلابات فى حد ذاتها لا يمكن أن تكون مصدرا للتصنيف ولكن الجينات التى بداخلها قد تتفارق بدرجة كافية لتكوين حاجز يمنع التربية الخلطية • وعلى هذا النحو تتخذ الخطوات الابتدائية للانفصال فى نهاية الأمر • فاذا كانت ضغوط القوى ، التى تعمل على حفظ أنظمة التواؤم المشترك ، قوية بدرجة كافية ، فان الفرص تكون متاحة لتكوين نظام منتخب على أعلى الدرجات وربما يؤدى الأمر الى ظهور نوع جديد • وبكل تأكيد ، تشير دراسات الانقلاب فى هذا الاتجاه وتؤكد كفاية وأهمية الانتخاب الطبيعى وفى غالب الأحيان سرعته •

الانتقـــالات

ان التقييم التجريبى لدور الانتقالات فى عملية التطور أصعب كثيرا مما هو للانقـلابات ، ويرجع ذلك غالبا الى أن الـكائنات التى تحتوى على الانتقالات ، كطراز للتغيرات التى توجد فى النظام المتوازن لتعدد الصور بها ، تكون فترة حياتها أطول من الدروسوفلا ذات الجيل القصير • ولربما كان طول فترة الجيل هو الذى يحدد طراز التغير الذى يلعب الدور الغالب فى التطور • ولا يزال هذا فى حاجة الى اثبات ، ولكن الحقيقة القائمة أنه لا يعرف الا فى الدروسوفلا أن الانقلابات ذات أهمية تواؤمية عظمى — مع أن ذلك ربما يرجع فقط الى أنه من الممكن دراستها بنجـاح فى هذا الجنس — فى حين أن الانتقالات تميل الى أن تكون خاصة بالكائنات الطويلة العمر كالنباتات وأنواع النطاط •• الخ • غير أنه على الرغم من هذه التحديدات فان الموقف فى النباتات يسمح بتقدير قيمة الأهمية التطورية للانتقالات •

ويستدل من مسح للمملكة الحيوانية (هوايت ١٩٥٤) أن الانتقالات من طراز الالتحام السنترومىرى كانت ذات أهمية فى تغيير شكل الطرز المجموعية للكروموسومات ، وتعديل الأنظمة (الكروموسومية) لتعيين الجنس، وغالبا ما كان يتبع نقل المادة الاوتوسومية الى وحدات النظام الذى يعين الجنس عملية تحويل هذه المادة اليوكروماتينية الى هتروكروماتين • ولكن من العسير تقدير المعنى التطورى لمثل هذا التغير ، حيث انه يوجد كحالة مستتبة فقط وليس كحالة انتقالية • وهذا صحيح أيضا فيما يتعلق بالالتحامات السنترومىرية التى تشمل الأوتوسومات فقط • وتعتبر هذه الالتحامات عموما

من خصائص النوع أكثر منها وسيلة لتهيئة تعدد الصور الكروموسومية داخل النوع الواحد . وذلك بالرغم من بعض استثناءات معروفة • والوحدات التزاوجية الثنائية غير المتكافئة التى تتميز بها بعض مجموعات النطاط . وهى شائعة بها قد تمثل حالات للانتقال • ولكن اذا صح هذا فانها تكون من طراز خاص حيث يبدو أن العملية فى معظمها تشمل الهتروكروماتين وليس اليوكروماتين • ويظهر أن مركبات الانتقال كالتى تعرف فى النباتات لا توجد الا فى العقارب البرازيلية . تيتيوس وأيسومترس ، حيث وجدت انتقالات عديدة فى نفس العشائر • ويستخلص هوايت ، أنه لما كان هذان الجنسان ذوى كروموسومات متعددة السنترومير . ولا يتكون فى الذكر فيهما كيازمات. ويظهران غالبا حلقات كروموسومية فردية العدد بدلا من أن تكون زوجيته . فلابد من وجود شيء ما خاص بهذا النظام حيث يبدو أنه ليس هناك سبب منطقى لوجود اهمية تواؤمية لأى انتقال فى حالات لا يقع فيها عبور • ولا يزال الموقف فى الوقت الحاضر دون تفسير •

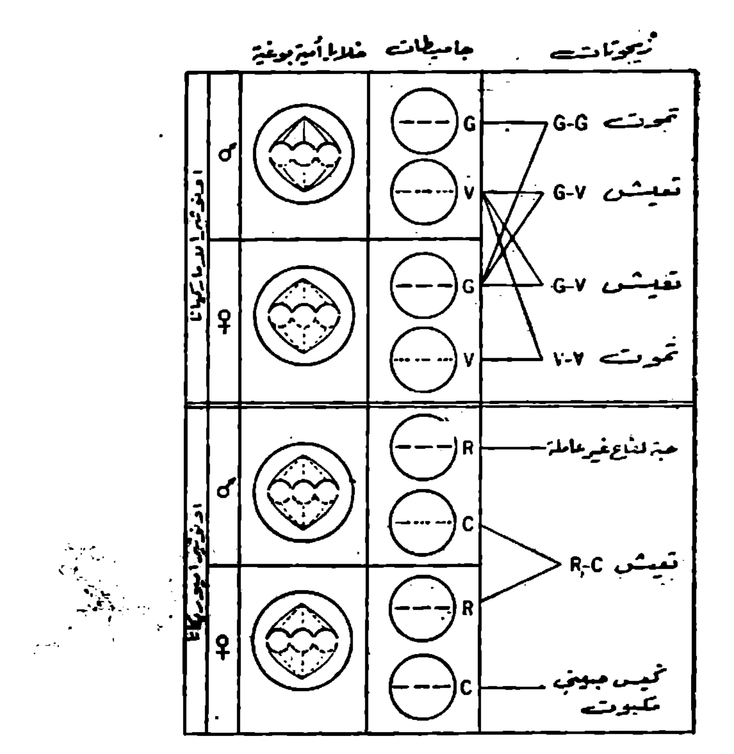
وفى النباتات لعبت الحالة الهجينية التركيبية على هيئة انتقالات . دورا هاما فى التطور . وهى نظام يسود فى مجموعات معينة • ويمكن دراسة الموقف على أحسن وجه فى جنس الاونوثيرا حيث مركبات الانتقال هى القاعدة وليست الاستثناء • هذا الى أن عددا ليس بالقليل من الأجناس النباتية التى لا تتصل بالقرابة ، تتمتع بخصائص تركيبية مماثلة ، وان لم تكن بنفس الانتشار (ستجنز ١٩٥٠) ، مما يدل على النشأة المستقلة لمواقف متماثلة فى أزمان وظروف متعددة •

ولكى نقدر الموقف الكروموسومى فى الأونوثيرا ، يلزمنا أن نفهم طبيعة « مركب رنر » و « تأثير رنر » اللذين سميا كذلك تبعا لاسم مكتشفهما (رنر ١٩١٧ ، ١٩٢١) • والهيئة المجموعية الأحادية فى الأونوثيرا مكونة من سبعة كروموسومات ذات ١٤ طرفا للتزاوج • فاذا فرض أنه من الممكن حدوث انتقال تبادلى لأى من الأطراف مع آخر ، يكون هناك ٩١ توفيقا مختلفا ممكنا للأطراف (١ — ٢ ، ١ — ٣ ، ١ — ٤ ، ١ — ٥ ، ١ — ٦ ، ١ — ٧ ، ٢ — ٣ ، ٢ — ٧ ، ٠٠٠٠ ٢ — ٣ ، ٠٠٠٠ ٦ — ٧) • وقد وجد معظم هذه التوافيق فى العشائر الطبيعية (كليلند ١٩٤٩ ، كليلند و برين و جيكلز ١٩٥٠) • وهو اكتشاف يشير ، فى حد ذاته ، اما الى وجود استعداد شديد لكروموسومات الأونوثيرا لأن تجرى بها الانتقالات واما الى أن هذا الطراز من التغير التركيبى يتمتع بقيمة عالية للحيوية والبقاء •

ومن بين التوافيق المعروفة لأطراف الكروموسومات كان سبعة بالذات تفوق بوضوح غيرها في معدل وجودها وانتشارها • ولأسباب شتى ، يعتقد أن هذه التوافيق السبعة تؤلف التنظيمات السلفية التى نشأ منها الآخرون • والانتقـال الواحـد يعطى حلقـة من أربعـة كروموسـومات فى الانقسـام الميوزى • كما أن انتقالا ثانيا بين أحد كروموسومات الحلقة وكروموسوم آخر خارجها يعطى حلقة سداسية الكروموسومات • وبتوالى الانتقالات يمـكن الحصول على حلقة مكونة من ١٤ كروموسوما • ولكن فى أية عشيرة لا تبقى هذه الحلقات ثابتة ، حيث تنتج حالات أصيلة تركيبيا ، ونتوقع أفرادا بهاحلقات مختلفة فى الحجم وفى عدد الوحدات الثنائية • ولا تستقر الحالة التركيبية الخليطة ويعم فرضها الا اذا تضمنت كروموسومات الحلقة جينات مميتة ؛ وأقصى مرحلة هى تكوين حلقة من ١٤ كروموسوما وتحمل كل مجموعة أحادية من المجموعتين ، المكونة من سبعة كروموسومات ، جينات مميتة مختلفة عن الأخرى. وحيث ان الانفصال المتبادل لكروموسومات الحلقة هو التوزيع الوحيد الذى يعطى جاميطات حية ، فان كل مجموعة مكونة من سبعة كروموسومات تصبح ، من حيث الجوهر ، مجموعة ارتباطية كبيرة واحدة ، يقتصر تكوين الاتحادات الجديدة فيها على الأطراف التزاوجية فى كل كروموسوم •

وهـذه المجموعات الارتباطيـة ، التى يتـكون كل منها من سـبعة كروموسومات منفصلة ولكنها تورث جماعيا ، تعرف « بمركبات رنر » • وكل فرد حامل لحلقات متوازنة من ١٤ كروموسوما ، هو فى الواقع وحدة مزدوجة حيث يحتوى على مركبين قد يختلف كل منهما عن الآخر اختلافا كبيرا بسبب حدوث الطفرات وعدم حدوث اتحادات جديدة فى الأجزاء الدانية من الكروموسـومات ، فمثلا تحتوى أونوثيرا لاماركيانا على مركبين يسـميان «جودنز» و « فيلانز » وعند تهجينهما مع الصور الأخرى يعطيان هجينين نوعيين مختلفين تماما • غير أن النباتات الفردية من أونوثيرا لاماركيانا ، وهى بصفة عامة ذاتية التلقيح ، تكون صادقة التوالد ، حيث ان الجينات المميتة الموجودة تمنع وجود الأفراد الأصيلة وتمنع انهيار المركب •

و « تأثير رنر » هو تحسين آخر فى النظام ، ويتم تحقيقه عندما ينتقل أحد مركبى رنر عن طريق البيضة فقط وينتقل الآخر عن طريق الاسبرم فقط وهذا الفصل يمكن تحقيقه عن طريق توطد جينات مميتة اما جاميطية واما زيجوتية • وكما يبين شكل ١٥ ــ ٨ تستغل أونوثيرا لاماركيانا احدى الطريقتين وأنوثيرا ميوريكاتا الطريقة الأخرى •

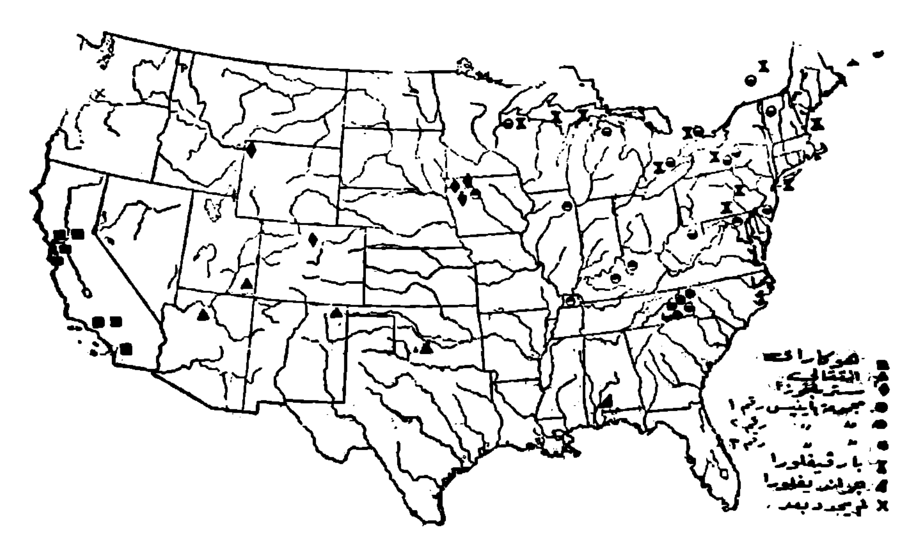


شكل ١٥ ـ ٨ : سلوك مركبات الانتقال فى أونوثيرا لاماركيانا وأونوثيرا ميوريكاتا ٠(أعلى) الاحتفاظ بخليط الانتقال فى لاماركيانا هو عن طريق اختلاف الزيجوتات فى القدرة على الحياة فالمركبان جودنز ـ جودنز (G - G) وفالنز ـ فالنز (V - V) مميتان ٠ بينما (أسفل) الاحتفاظ بخليط الانتقال فى أونوثيرا ميوريكاتا هو عن طريق اختلاف قدرة الأطوار الجاميطية على الحياة (التأثير الرنيرى) فنجد أن حبوب اللقاح ريجانز (R) غير فعالة والأكياس الجينية كورفانز (C) مكبوتة ، ولا نجد عاملا الا حبوب اللقاح كورفانز والأكياس الجينية ريجانز لتعطى المركب ريجانز ـ كورفانز ٠ ثلاثة فقط من أزواج الكروموسومات السبعة ممثلة فى الشكل ٠

والانفصال المتبادل فى حلقة مكونة من ١٤ كروموسوما يحدث بدرجة عالية من الانتظام فى الأونوثيرا ، وعدم انفصال الكروموسومات لا يقع بنسبة تصل الى التأثير بشكل ملحوظ فى الخصوبة أو بحيث تؤدى الى وجود حالات عدم الاكتمال المجموعى ٠ ويمكن أن يعزى انتظام انفصال الكروموسومات الى الحقيقة بأنه ، رغم الانتقالات الكثيرة ، فان جميع الكروموسومات ذات كروموسومات وسطية السنترومير ، وهى سمة تسمح بسهولة حركة الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية ٠ وهذا يعنى أن الانتقالات التى تنجح فى البقاء ليست مجرد انتقالات تبادلية بل هى أيضا متساوية الطول تقريبا ٠

وتقدم أنواع الأونوثيرا الموجودة بأمريكا الشمالية صورة عامة عن الكيفية التى سار بها التطور عن طريق مركبات الانتقال · ويتضح الى حد لا بأس به مزايا قصور كل من الطرق والهدف (كليلاند ١٩٣٦ ، ١٩٥٠) . وبالتأكيد يمكن القول بأن أنواع الاونوثيرا قد حققت مركزها التطورى وتباينها الحالى بطريقة تطورية فريدة غير قياسية ·

ويمثل مركب أونوثيرا هوكاراى فى كاليفورنيا والمناطق المجاورة الحالة السلفية فى أمريكا الشمالية . فنجد أن تكوين الوحدات التزاوجية الثنائية ، والعبور طبيعيان وأن النباتات كبيرة الأزهار مفتوحة التلقيح · وبالاتجاه



شكل ١٥ ــ ٩ : توزيع الأنواع والطرز المختلفة للأونوثيرا فى الولايات المتحدة · أنظر صلب الكتاب للتفسير ·

الى الشرق (شكل ١٥ ــ ٩) نجد منطقة إنتقالية تكثر فيها الهجن التركيبية ونصادف أفرادا ذات حلقات مكونة من أربعة أو ستة أو ثمانية كروموسومات · وتوجد بعض هذه الحلقات في حالة متوازنة للمميتات ، غير أن معظمها خال من المميتات ، وحيث توجد المميتات تصبح حالة الخلط التركيبى سارية المفعول نوعا ما · بينما نجد فى الجهات التى توجد بها جينات مميتة أن المركبات الحلقية ليست مستديمة وأن الانتقالات « طافية » وليست « ثابتة » فى العشيرة · وتجمع هذه المنطقة الانتقالية طرز ائتلاف مفكك ، مجموعة اريجوا ، تشبه

أونوثيرا هوكاراى فى أنها كبيرة الأزهار • ومفتوحة التلقيح ولكنها تمثل تغيرا تدريجيا من حالة هوكاراى النموذجيــة من كلتا الوجهتين المظهــرية والسيتولوجية •

ومن جبال روكى فى الشرق الى وادى المسيسيبى توجـد مجمـــوعة ستريجوزا وتتميز بوجود حلقة من ١٤ كروموسوما ومميتات متوازنة وأزهار صغيرة وتلقيح ذاتى وأوراق سميكة تميل الى الرمادى • وتســهم البيضة والاسبرم بالمجموعتين الكروموسوميتين الأحاديتين ، مركبى رنر ألفا وبيتا ، على التوالى • ويختلف كل منهما عن الآخر تماما رغم ان كلا منهما لا يبعد كثيرا عن الحالة السلفية هوكاراى • والظاهر أن مجموعة ستريجوزا ذات طبيعة هجينية مستديمة ، حيث انها نشأت من عشيرتين متفارقتين ، احداهما قادمة من المنطقة الشمالية الغربية للولايات المتحدة والثانية صاعدة شمالا من المكسيك ومتجهة شرقا من الفاصل القارى • وتداخلت منطقتا هاتين العشيرتين وتهجنتا معا لانتاج الهجين الدائم الموجود • وعند تلقيح كل من مركبى ألفا وبيتا الى نوع آخر تعطيان نسلا شبيها بستريجوزا مما يشير الى تشابه التركيب العاملى داخل الطرازين المجموعين الأحاديين •

ومجموعة « باينيس » ، وهى تشــبه من الوجهة الوراثية السيتولوجية مجموعة « ســتريجوزا » ولكنهــا تختلف عنها مورفولوجيا ، تتألــف من ثلاث سلالات مميزة تشغل معا مساحة جغرافية شاسعة فى شرق الولايات المتحدة ولكن مع شغل كل منها ، الى حد ما ، لمنطقة خاصة • وتقع « سلالة ١ » غرب جبال أليجينى والى وسط الجنوب قليلا وتصل الى المحيط الاطلنطى فقط فى كارولينا الشمالية وفرجينيا • وهى ذات أوراق عريضة سميكة مجعدة وهو مظهر يحدده المركب « ألفا » (من البيضة) • ويعطى المركب « بيتا » (من الإسبرم) فى تلقيحاته الخارجية المظهر « ستريجوزا » النموذجى • وتمتد « سلالة ٢ » ، ولا يمكن تمييزها مظهريا عن « سلالة ١ » ، من وسكونسن شرقا الى المحيط الأطلنطى فى كندا وجنوبا على امتداد السهل الساحلى الى كارولينا الشمالية • والصورة الوراثية السيتولوجية بها عكس الموجودة فى « سلالة ١ » من حيث ان مركب « ألفا » الذى تسهم به البيضة يعطى فى تلقيحاته الخلطية نسلا بالمظهر « ستريجوزا » • بينما يتمتع مركب « بيتا » بامكانيات المظهر « باينيس » والظاهر أن « سلالة ٣ » ، التى توجد فى كارولينا الشمالية وفرجينيا ، وهى أحدى نواتج السلالتين الأخريين ، ويعطى

كل من مركبيها ، فى التلقيحات الخارجية ،نسلا بالمظهر باينيس • ولهذا نجد الصفات الورقية لباينيس مبالغا فيها بعض الشىء مما يجعل هذه السلالة تختلف عن السلالتين ١ و ٢ • والمعتقد أنها قد استمدت مركبها « ألفا » من السلالة ١ والمركب بيتا من السلالة ٢ •

ويتطابق تقريباً مدى مناطق انتشار مجموعة « بارفيفلورا » مع مناطق السلالة ٢ من باينيس ، كما يتوقف شكلها المورفولوجى المميز على مركبات بيتا الموجودة بها • أما مركبات ألفا التى بها فهى من نوعين ، يعطى أحدهما تأثيرا شبيها بستريجوزا والآخر شبيها بباينيس ، ولا يعرف على التأكيد أصل مركب بيتا الموجود بها ، ولكن هناك تشابها تصنيفيا لريمانيا ، وهو جنس من الأونوثيرا ، يرتبط بدوره بأنواع الأونوثيرا الموجودة فى أمريكا الجنوبية •

وتتوزع مجموعة « جرانديفلورا » فى الجنوب الشرقى • ويوجد بها أفراد تظهر سبعة أزواج ثنائية مع عدم وجود مميتات ، بينما يظهر الباقى حلقة نموذجية من أربعة عشر كروموسوما مع وجود أو عدم وجود مميتات • ولما كانت كبيرة الأزهار ومفتوحة التلقيح فهى تتصل بالنوع السلفى هوكاراى • وتختلف الأفراد التى تحمل حلقات الأربعة عشر كروموسوما أساسيا فى مركب بيتا الموجود بها والذى لا يعرف الى الآن أصل نشأته •

وعلى هذا ، فان الطابع التطورى هو التكوين الابتدائى لحلقات صغيرة تزداد فى الحجم الى أن يشترك فيها جميع الكروموسومات الأربعة عشر عند الانقسام الميوزى • ولذلك فان النظام يأخذ شكل قمع تطورى تتزايد حدود مرونته ضيقا • ولما كان انفصال الكروسومات من الحلقات الصغيرة لا تصل درجة انتظامه الى الدرجة الموجودة فى الحلقات الكبيرة فان الانتخاب لا يكون فى مصلحة الحلقات الصغيرة • ولهذا فانه بمجرد تكوين انتقال جديد ، يكون هناك ميل أيضا لتكبير الحلقة ، ويساعد الانتخاب فى هذا الاتجاه قوة الخليط الناتجة من التوافيق الجينية المختلفة (ويشابه الموقف هنا ابتدائيا الموقف فى مركبات الانقلاب فى الدروسوفلا) • وتزداد حالات الخلط التركيبى تدعيما ، مع ما يصاحبها من تأثيرات قوة الخليط ، كلما أدمجت المميتات فى النظام •

ومن هذا نرى أن الاونوثيرات قد استخدمت عددا من الوسائل الوراثية الرجعية فى جوهرها ، كل منها ضارة الى حد ما ، وقد جمعتها فى نظام واحد

يعمل بنجاح كبير • وهذه الوسائل هى كما يلى : (١) الانتقالات التبادلية التى تؤدى الى خفض الخصوبة بسبب عدم الانفصال ، والتى تخفض العبور بدرجة كبيرة بسبب النظام الارتباطى الذى تكـون ، (٢) تراكم المميتات والطفرات الأخرى الضارة ، (٣) التلقيح الذاتى ، الذى يرجع فى ذاته التربية الداخلية ونقص العنفوان • وأى من هذه الوسائل الثلاث ، فى الأنواع المفتوحة التلقيح ، تكون ضارة وراثيا ، ولكن تؤدى الانتقالات الى تكوين مجموعات ارتبـاط مختلفة (المركبات) ، كما تدعم المميتات حالات الخلط التركيبى وما يصاحبه من تأثيرات قوة الخليط ، كما أن التلقيح الذاتى يمنع التلقيحات الخارجية التى تميل الى تجزئة المركب • وعلى هذا الأساس ، فان نهج سير التطور فى الأونوثيرات هو تكوين المركبات الحلقية متبوعا بادماج المميتات ثم استتباب التلقيح الذاتى • ولا يكون لهذا النظام أى معنى تطورى الا اذا وقعت هذه الأحداث بهذا الترتيب •

ومع ذلك فان النظام لا يخلو من عيوب ، فبينما توفر الحلقات الكبيرة والمميتات المتوازنة والتلقيح الذاتى مجتمعة ، قيمة عالية للقدرة على البقاء ــ الأونوثيرات عديدة وناجحة وتغطى مساحات شاسعة وتشغل مواطن بيئية مختلفة ــ فان هذا النظام قد نجح فى منع التعدد المجموعى من أن يكون العامل التطورى الهام الذى أصبحه فى المجموعات النباتية الأخرى • حيث انه اذا دخل التعدد المجموعى (أنظر الباب التالى) بالاضافة الى حالة الخلط التركيبى الموجودة ، فقـد يؤدى ذلك الى درجة كبيرة من العقم بسـبب الاحتمالات المعقدة وغير المنتظمة التى تتوافر عندئذ أثناء الانقسام الميوزى • ويعرف التعدد المجموعى فى بعض الأونوثيرات المعينة ولكن فى الحالات التى يصاحب فيها الخلط التركيبى لا تكون له قيمة من ناحية مقاومتها فى البقاء •

وهناك عاملان لتكوين السلالات المتعددة يقدمان الى البيئة شتى الصور للانتخاب • الأول هو التلقيح الخلطى الذى يحدث • ويتيسر ، عن طـريق هذه الوسيلة ، اجتماع المركبات التى نشأ كل منها مستقلا عن الآخر ، وتعطى ، كما نرى فى التلقيحات التجريبية ، أفرادا فى الجيلين الأول والثانى ذوى حلقات كروموسومية من أحجام مختلفة الى جانب وحدات ثنائية • وعندئذ يمكن أن يجرى انعزال الجينات بين الكروموسومات النظيرة المتزاوجة وينتج عن ذلك فورة من الطرز الحيوية يمكن للانتخاب أن يعمل عليها • وسيكون اتجاه الانتخاب ثانية نحو تكوين حلقة من ١٤ كروموسوما ، ولكن احتمال

نشوء سلالات جديدة ذات توافيق جينية مختلفة هو احتمال كبير • والحقيقة وفـرة السلالات العديدة فى الطبيعة ، ممـا جعل تقسيم هـذه المجموعة فى غاية الصعوبة ، تدل على أن التلقيح الخلطى يحـدث بدرجة تكفى لتوفير تصنيفات واسعة من الطرز للانتخاب •

والمصدر الثانى للتباين هو نتيجة العبور الذى يقع بين المقاطع النظيرة فى حلقة الأربعة عشر كروموسوما • والى حد ما بسبب الطريقة العشوائية التى تنشأ بها مركبات الانتقال ، قد يحدث أحيانا أن يقع عبور بين المقاطع الدانية الموضع وبين المقاطع الأخرى النظيرة لها • وعند تكوين كيازمات دانية يشاهد فى الانقسام الميوزى الشكل 8 بدلا من الحلقة • وتتجزأ المركبات بسبب أن العبور يشمل أيضا تبادل الأطراف • ويكون الكثير من التوافيق الناتجة من مثل هذه الأحداث غير قادر على الحياة ولكن البعض الآخر النادر قد يكون متزنا مع اختلاف المحتوى والترتيب الجينى عن التنظيمات التى نشأت منها ، وهكذا تهيىء ثانية للتصنيف •

والخلط التركيبى عن طريق الانتقالات موجود أيضا فى نباتات أخـرى (ستبنز ١٩٥٠) • ويعرف « ريو ديسكولور » ، وهو جنس وحيد النوع ، ذو صورة واحدة ذات ١٢ كروموسوما ، ولم يشاهد أبدا بها تكوين كيازمات وسطية • وحتى فى الصورة الرباعية المجموعة ، فان تكوين الوحدات الثنائية يكون قليلا جدا (وولترز وجيرستل ١٩٤٨) • وفى « بايونيا كاليفورنيا » و « ب • براونياى » و « جوديشيا هويتنياى » توجد أفراد كثـيرة ذات حلقات من أحجام مختلفة ولكن لم يوجد بينها أفراد وصلت الى الحالة المستقرة الموجودة فى الاونوثيرات • ويمكن افتراض أن هذه الانتقالات لم تثبت بعد ، وأنها ستظل « طافية » حتى تتكون المميتات وتفرض الحالة الخليطة •

وفى الداتورا اشتركت الانتقالات فى تكوين كثير من السلالات الأصيلة والمختلفة سيتولوجيا • وقد أمكن تعريف هـذه السـلالات ، فى الداتورا ستراموتيوم ، عن طريق اختيار احداها لتكون السلالة القياسية وتهجين السلالات الأخرى مع السلالة القياسية هذه • ويمكن ادراك وجود الانتقالات عن طريق تكوين حلقات كروموسومية رباعية فى الهجين السلالى • وقد سمى كل منها (طرازا أوليا) • وقد أمكن تعريف ٩٦ من هذه الطرز بعد اجراء حوالى ٧٠٠ تهجين سلالى (بليكسلى ١٩٤٠) • ولكن لم توجد حالة واحدة

استقرت فيها الحلقة (الرباعية) على هيئة نظام للمميتات المتوازنة . وفى دراسة مقارنة لأطراف الكروموســومات فى « د . اينوكسيا » و « د. ميتيلويديس » و « د . ميتيــل » مع الطــراز الأولى I (القيــاسى) فى « د . سترامونيوم » ، ظهر وجود انتقالات عديدة أصبحت مستقرة فى الطبيعة فى الحالة الأصيلة . ومع ذلك استخلص ساتينا (١٩٥٣) أنه لا توجد علاقة مباشرة بين الانتقالات ونشأة الأنواع (التنوع) .

الباب السادس عشر

التعدد المجموعي والتطور

أتينا في الباب السادس ، على وصف طرز التعدد المجموعي وخصائص سلوكها الوراثي والسيتولوجي • ومن الواضح أن هذه الخصائص التى لها تأثير عميق على الطاقة التوالدية للفرد والتباين الوراثي للنسل لابد من أن تؤثر على الدور الذى يمكن أن يلعبه التعدد المجموعي فى التطور • ولكن هذه المعلومات لا توفر جوابا كاملا على استغلال النباتات الناجح للتعدد المجموعي ومن الضرورى بحث أثر التعدد المجموعي على التركيب البنائى للفرد وأدائه للعمل أيضا •

ويأتى الجزء الأكبر من معلوماتنا عن التعدد المجموعي ، كنظام تطورى ، من مقارنة متعددات المجموعات الطبيعية مع أقاربها الفرضية الثنائية المجموعة • ولكن حديثا ، أصبح من الممكن اختبار الاستنتاجات المستخلصة من البحوث السابقة باجراء دراسات موازية لمتعددات المجموعات المستحدثة صناعيا • وفى عديد من الحالات أمكن بنجاح تحقيق اعادة تكوين النوع المتعدد المجموعات فى المعمل من آبائه الفرضية الثنائية المجموعة ، وهكذا قدم البرهان الحاسم للنظرية الفرضية ، بأن التهجين بين الأنواع والمتبوع بتضاعف الكروموسومات. قد حدث فى الطبيعة المرة تلو الأخرى ليسهم فى تكوين الأنواع الجديدة •

وكانت النتيجة أن أصبح التعدد المجموعي ، كعامل فى التطور ، من بين جميع الأنظمة التى تسهم فى تكوين الأنواع الجديدة أشدها من حيث فهمنا لها. على أن انتشارها فى المملكة النباتية بالمقارنة مع ندرتها النسبية بين الحيوانات لم يفسر تماما للآن • ولكن لا يمكن أن يكون هناك شك فى أهميتها البالغة الأثر على فلورا العالم وبصفة خاصة على النباتات السرخسية ومغطاة البذور وبصفة أساسية ، عن طريق التعدد الخلطى ، أكثر مما هو عن طريق التعدد الذاتى للمجموعات •

تاثيرات التعدد المجموعى على التركيب البنائى والوظيفة

يتوقف نجاح الفرد المتعدد المجموعات الجديد النشأة على طاقته التوالدية ومقدرته على ايجاد درب بيئى يوافقه • ولابد من أن يكون هناك توافق بين نجاح النشأة الجديدة واتاحة الفرصة البيئية المناسبة •

وبالطبع تعتمد الطاقة التوالدية على النظام الكروموسومى للفرد • ولهذا نجد أن متعددات المجموعات الخلطية (وتشمل الطرز المقطعية) لها فرصة أكبر فى الحياة والبقاء • كما أنها تعتمد أيضا على التوافق الوراثى بين المجموعات الكروموسومية المجتمعة • وكان يعتقد سابقا أن عقم المتعددات الذاتية للمجموعات يصح أن يرجع الى شذوذ انفصال الكروموسومات الناتج من تكوين وحدات تزاوجية عديدة الكروموسومات ، ولكن الدراسات التى أجريت على المتعددات الذاتية للمجموعات فى الذرة والخس وحنك السبع والأنواع الأخرى تشير الى أن الأساس فى ضعف عقد البذور يرجع الى عدم التوافق الوراثى بقدر ما يرجع الى عدم الانتظام الكروموسومى • كما قد يتأثر التوافق الذاتى أو التنافر بحالة التعدد المجموعى • ولكن يبدو أن الاستخلاص العام هو أن الموقف الموجود على المستوى الثنائى للمجموعة يقوى ، بكل بساطة ، على المستوى المتعدد للمجموعة بدلا من أن يجرى به تعديلا كبيرا • ولا يوجد ما يدل على وجود عدم التوافق الذاتى فى النباتات الثنائية المجموعة والتوافق الذاتى فى الرباعية المجموعة الا فى تيوليبا وهياسنثص (لويس وموديبووسكا ١٩٤٢) •

وتأثير التعدد المجموعى على فسيولوجيا ومورفولوجيا الفرد يحدد على أوسع مدى ، قدرته على توطيد نفسه • وتعرض الأفراد المتعددة المجموعات الخلطية بصفة عامة ، خليطا من المميزات الأبوية • وتنحرف درجة التشابه نحو هذا الأب أو ذلك تبعا لتداخل السيادة ، ولكنه من الصعب تحديد مدى كون الفروق الكمية أو النوعية انعكاسا للنظام الوراثى أو لحالة التعدد المجموعى فى حد ذاتها • غير أن رباعيات المجموعة المستحدثة صناعيا تسمح بتقدير تأثيرات التعدد المجموعى فى وسط متماثل أساسا • وكثيرا ما يحدث تضخم فى الحجم ، ولكن ذلك ليس عاما • والخلايا الرباعية المجموعة ، عموما أكبر من الثنائية المجموعة ، ولكن الزيادة فى الحجم الاجمالى للأفراد يعتمد أيضا على

عدد الخلايا وعلى درجة استطالتها (شكل ١٦ ــ ١) · وتجاريا ، يوجد حنك السبع (انترهينم ماجوس) والماريجولد الرباعية المجموعة والضخمة الحجم ، كما يمكن تمييز كوثبرتيا جرامينى الرباعية المجموعة الذاتية بسهولة من أصلها الثنائى المجموعة عن طريق حجمها وقوة نموها (جايلز ١٩٤٢) · ومن ناحية أخرى ، فانه لا يمكن مظهريا تمييز نباتات التراديسكانتيا الثنائية المجموعة من الرباعية · فى حين أن دراسة نباتات الطور الجاميطى فى الموس ، فى عشيرة يجرى بها انعزال وضوعفت كروموسوماتها صناعيا ، أظهرت أن الزيادات فى حجم الخلية فى النباتات الثنائية بمقارنتها بالأحادية كانت أكثر ما تعتمد على التركيب العاملى حيث انه مع التضاعف ، أظهر البعض زيادات كبيرة والبعض زيادات ضئيلة والبعض الآخر لم تظهر به زيادة على الاطلاق (توبلر ١٩٣١) ·

ويمكن تلخيص التغيرات الأخرى الهامة التى يحدثها التعدد المجموعى كما يلى (ستبنز ١٩٤٠ ، ١٩٥٠) :

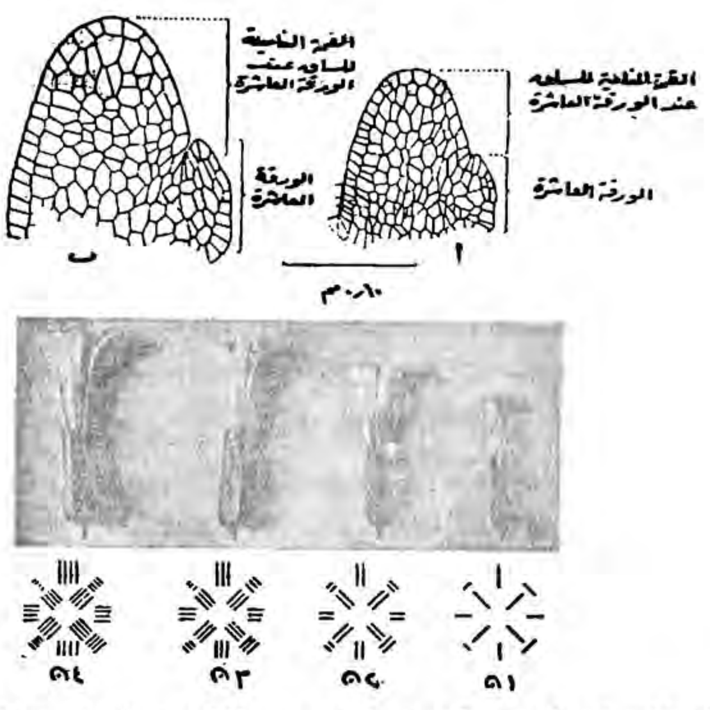
(١) بصفة عامة ، تساير الزيادة فى حجم الخلية الزيادة فى المحتوى المائى، ويميل هذا الى جعل رباعيات المجموعة أقل من الثنائية فى مقاومة الصقيع بسبب انخفاض الضغط الأزموزى فى العصير الخلوى · وهذا بالطبع على نقيض الاعتقاد العام المسلم به ، بأن متعددات المجموعة أكثر تحملا للظروف البيئية من ثنائيات المجموعة ، ولكن بالرغم من أن هذا قد يكون صحيحا فى حالة متعددات المجموعات الخلطية فليس من الضرورى أن يكون كذلك فى حالة متعددات المجموعة الذاتية ·

(٢) على الرغم من تناقض الأدلة ، يبدو أن معدل النمو أبطأ فى متعددات المجموعة منه فى الثنائية · فالتكوين الفسيولوجى أبطأ ولكن قد يكون ذلك بسبب ابطاء معدل الانقسام الخلوى أو نقص متناسب فى امداد كميات الأوكسجين أو ابطاء معدل التنفس (نوجل ١٩٤٦) · وتبين نشاطات الكاتالاز والدياستاز والداى هيدروجيناز هبوطا نسبيا لكل وحدة من الوزن فى النباتات الرباعية المجموعة بمقارنتها مع ثنائية المجموعة ، فى حين يكون محتوى فيتامين ج أعلى فى متعددات المجموعة · غير أنه من الصعب تقدير علاقة هذه العوامل بمعدل النمو ·

(٣) وعادة يزيد أو يتعدل حجم أعضاء معينة فى النبات ، وبصفة خاصة الأجزاء الزهرية أو البذور ذات الطراز المحدود للنمو · وقد تتخذ

هـذه الناحية من النمو شكل أوراق خلطة السمك فى بعض الأنواع كالذرة بينما قد ينقص الحجم فى ثمار الطماطم ، كما قد تكون أجزاء أخرى أشد قصرا أو أكثر عرضا كأوراق بعض الأنواع فى العائلة الباذنجانية وثمار الداتورة ، الا أن تأثيرات التعدد المجموعي ليست متزايدة حيث ان الدرجات العالية من التضاعف تؤدى فى النهاية الى تقزم ملحوظ . والمزعوم أن ذلك يحدث عند الوصول الى درجة معينة من التنافر أو عدم التوافق ٠

(٤) يتأخر وقت الازهار وغالبا يطول ، وهناك فرض بأن هذا يتصل بابطاء معدل النمو الذى يعكس بدوره معدلا أبطأ لسرعة الأيض ٠ ومن الممكن بالنسبة للأنواع التى تزهر فى الربيع أن يطول موسم التوالد ، ولكن قد يكون هذا ضارا بالأنواع التى تزهر فى أواخر الصيف أو فى الخريف ، والتى قد يعوق توالدها الحدوث المبكر للصقيع ٠



شكل ١٦ ـ ١ : تأثير عدد الكروموسومات على حجم الخلية وحجم الزهرة ٠ (أعلى) قمتا وبدايتا الورقة العاشرة فى (أ) نبات ذرة ثنائى المجموعة (ب) نبات ذرة رباعى المجموعة ٠ (أسفل) الزيادة فى حجم الزهرة فى الداتورة احادية وثنائية وثلاثية ورباعية المجموعة ٠

ومن ناحية أخرى ، فانه مما يؤدى الى الخطأ اتخاذ موقف ايجابى عن وجود أهمية تطورية لتأثير التعدد المجموعى على التركيب البنائى والوظيفة ٠ وقد أجريت هذه الدراسات بصفة أساسية على رباعيات للمجموعة مستحدثة صناعيا ، وقد قدم ستبنز (١٩٥٠) وكلوسن و كك و هايزى (١٩٤٥) تعليلا قويا يدعو للاعتقاد بأن التعدد المجموعى الذاتى قد لعب دورا صغيرا نسبيا فى التطور بالمقارنة مع التعدد المجموعى الخلطى ٠ وعلى فرض أن الخط الفاصل بين التعدد المجموعى الذاتى والتعدد المجموعى المقطعى ضعيف التحديد فيما يتعلق بالنظام الكروموسومى ، فان تأثيرات قوة الخليط فى الطرز المقطعية قد تدل على أنها تؤلف فئة مختلفة تماما وراثيا ٠

توزيع متعددات المجموعات

وباستثناء النباتات الدنيا ، فان التعدد المجموعى (والمقصود التعدد المجموعى الخلطى الا اذا نص على غير ذلك) يوجد فى جميع المملكة النباتية ٠

وفى البكتريا والفطر لا يعرف سيتولوجيا شىء عن امكان وجود التعدد المجموعى ، وقد استحدثت رباعيات المجموعات فقط فى بعض السلالات المعينة من خميرة الخبز (ساكاروميسيس سيريفيسى) (عن طريق المعاملة بالكافور) ٠ وقد أدرج تيشلر (١٩٥٠) عددا من الطحالب على أنها تحتوى على تعدد مجموعى من درجات مختلفة ، ونفس الشىء صحيح بالنسبة للحزازيات ٠ ويمكن فى الأخيرة استحداث التعدد المجموعى عن طريق استنماء طور جاميطى ثنائى المجموعة من الطرف المقطوع لحامل كبسولة الأبواغ ٠

أما فى النباتات الوعائية ، فان عاريات البذور هى الوحيدة التى فشلت فى استغلال التعدد المجموعى الى درجة ملحوظة كنظام تطورى ميسور ٠ والرتب « اكويسيتيلات » و « سيلوتيلات » و « ليكوبوديلات » بقايا فلورا شاسعة كانت منتشرة فى العصور الجيولوجية الأولى ٠ وتدل أعدادها الكروموسومية على أنها بقايا نظام قديم للتعدد المجموعى (مانتون ١٩٥٢) ٠ وتحتوى أنواع جنس « اكويسيتم » (ذيل الحصان) على العدد ١٠٨ كعدد كروموسومى أحادى متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالى ١٠٠ و ٢٠٠ من الكروموسومات على التوالى ، والجنس « تميسيتيريس » فى

الخلايا الثنائية المجموعة على أكثر من ٤٠٠ كروموسوم · ولا يمكن اعتبار مثل هذه الأعداد العالية الا أنها دليل على القدم وأن درجة التعدد المجموعى قد أضفت عليها وسيلة للتلكؤ فى البقاء فى عالم أزيحت عن معظمه وشغل بغيرها · وتتراوح الأعداد الكروموسومية الثنائية فى جنس «ليكوبوديوم» من ٤٨ الى ٦٨ الى مالا يقل عن ٢٦٠ كروموسوما ، وفى « الايسوايتات » من ٢٠ الى أكثر من ١٠٠ كروموسوم ، ولكن فى « السلاجينللا » ، وهو جنس يحتوى على حوالى ٨٠٠ نوع نجد به عددا منخفضا واحدا متجانسا وهو تسعة كروموسومات ·

وتنقسم « الفيليكالات » (السرخسيات) الى « يوسبورونجيات » و « لبتوسبورونجيات » والمعتقد أن الأقدم هى الأولى · وربما تكون
و « لبتوسبورونجيات » والمعتقد أن الأقدم هى الأولى · وربما تكون
ويحتوى النوع « أفيوجلوسوم فالجاتم » على أكثر من ٥٠٠ كروموسوم كعدد ثنائى ، ويحتوى « أ · لوسيتانيكوم » من ٢٥٠ الى ٢٦٠ كروموسوم ، فى حين أن « بوتريكيوم » من نفس العائلة يحتوى على مجرد ٩٠ كروموسوما · وقد سجلت الأعداد الكروموسومية الثنائية المجموعة ٢٦ ، ٣٦ ، ١٤٤ فى عائلة « هايمنوفيللاسى » وتحتوى عائلة « الأوزمانداسى » والتى يعتقد أنها تقع من حيث تسلسل النشأة بين السرخسيات القديمة والحديثة ، على عدد ثنائى متجانس هو ٤٤ ، ومن غير المحتمل امكان اعتبارها من متعددات المجموعات · وتمثل « البوليبودياسى » أكبر عائلة فى سرخسيات « اللبتوسبورونجيات » الحديثة ، وينتشر فيها التعدد المجموعى · ومعظم الأعداد التى سجلت رباعية المجموعة وفى بعض الأحيان سداسية أو ثمانية أو عشارية · غير أنه لا يتيسر دائما التحقق من درجة التعدد المجموعى ، حيث لا تعرف ، فى كثير من الحالات ، الأعداد الأساسية (وجد العددان ٣٧ و ٤١ ولكونهما عددين أوليين ، قد يمثلان اتجاهات لعدم الاكتمال المجموعى أو أعدادا أساسية حقيقية) · ولا توجد بين السرخسيات حالة مؤكدة للتعدد المجموعى الذاتى الطبيعى ، وأما التهجين فمعروف أو مشكوك فى أنه قد لعب دورا هاما ·

ويقدر مانتون أن ٥٣٪ من السرخسيات البريطانية متعددة المجموعات بينما يوجد ٤٢٪من بين عشيرة السرخسيات فى جزيرة ماديرا متعددةالمجموعات· ولربما كان فرق النسبة المئوية ليس له اهمية ولكن مازال هناك فرق ملحوظ فى درجة التعدد المجموعى · فأغلبية السرخسيات البريطانية رباعية المجموعة

وما زالت هذه على اتصال جغرافى مع أسلافها الثنائية المجموعة وفى مراحل تطورها • ويمكن اعتبار التعدد المجموعى من هذا النوع بأنه حديث الأصل • وينشأ ، تبعا لمانتون ، عندما تجمع الانقلابات المناخية أنواعا كثيرة وتتهيأ الظروف لحدوث تهجينات كثيرة • ومن ناحية أخرى نجد سرخسيات ماديرا المتعددة المجموعة من درجة عالية لتعدد المجموعات وأن الأنواع الثنائية المجموعة قد توطدت كأنواع متوطنة • ولذلك ، فلابد من أنها تكون قديمة التسلسل النشوئى وأنها قد استقرت وقد تعدت المرحلة النشيطة للتطور •

وتوجد متعددات المجموعة فى معراة البذور بين « النيتالات » • وفى المخروطيات نجد أن بعض أنواع «البودوكاربوس» مثل «سيكويا سبمبريفنس» و « جونيبروس كينسيز صنف فيتزيريانا » رباعية المجموعة ، فى حين أن « سودولاريكس أمابيليس » قد تكون متعددة المجموعة ، أو ببساطة أكثر قد تكون حالة لزيادة عدد الكروموسومات عن طريق تكوين الكسرات • ولما كان ٢٠ من بين ٢٢ من كروموسوماتها ذات سنتروميرات طرفية واثنان منها السنترومير فيهما وسطية ، فمن المحتمل أن الأربع والعشرين ذراعا الرئيسية تناظر الأربع والعشرين ذراعا الموجودة فى معظم المخروطيات (ن = ١٢ وجميع الكروموسومات وسطية السنترومير) • ولا يعرف « بالجنكو » أو « السيكاد » أنواع متعددة المجموعات •

وتؤلف النباتات المتعددة المجموعات من ٣٠٪ الى ٣٥٪ من مغطاة البذور (ستبنز ١٩٣٨ ، ١٩٤٠ ، ١٩٤٧ ، ١٩٥٠ ، تيشلر ١٩٥٠ ، دارلنجتون وجاناكى ــ آمال ١٩٤٥) ولكن من الواضح تماما أن توزيعها ، وهو مبنى غالبا على دراسات المنطقة المعتدلة ، داخل العائلات النباتية غير منتظم للغاية • ففى النجيليات حوالى ٧٥٪ منها متعددة المجموعات وتوجد نسبة عالية منها فى العائلات الوردية والبوليجونية والخبازية والكراسيولية والنيمفية والأرابية• أما فى العائلات الأحادية الفلقة ، السعدية والسمارية والسوسنية ، فان التعدد المجموعى المكتمل وغير المكتمل يسبب اختلاط الصورة لوجود سلسلة غير تضاعفية لأعداد الكروموسومات • وفى عائلات أخرى ، تكون الأجناس غالبيتها متعددة المجموعات والبعض الآخر غالبيتها ثنائية المجموعة • ويظهر فى جنس الصفصاف بالعائلة الصفصافية كثير من متعددات المجموعة • ولا تظهر متعددات فى جنس الحور ، فى حين أن البتيولا (التامول) هو الجنس الوحيد فى العائلة التامولية الذى يظهر به متعددات للمجموعة • وفى

أجناس معينة مثل الكريباص والسولانم نجد أن بعض الأقسام كلها ثنائية المجموعة والبعض الآخر خليطة من الاثنين • وفى العائلات الواسعة الانتشار مثل الزانية والتوتية والقرعية والبوليمونية لا يعرف بها التعدد المجموعى • ومن العسير أن نرى أى نظام معين أو أى سبب لهذه التوزيعات ، ولكن لما كان التهجين والتعدد المجموعى يسيران معا جنبا الى جنب فلا غرو أن مجموعات معينة من مغطاة البذور ، مثل العائلة الوردية تعرض مثل هذه المشاكل التقسيمية •

على أن ستبنز (١٩٣٨) قد بين وجود بعض الارتباط بين التعدد المجموعى وشكل النبات • وبوجه عام ، يمكن تقسيم مغطاة البذور الى أنواع خشبية وعشبية معمرة وحولية • وبادراج جميع الأعداد الكروموسومية التى حددت ، يتبين أن التعدد المجموعى أكثر ما يسود بين النباتات العشبية المعمرة وأقل ما يوجد بين النباتات الخشبية • ولا يمكن تعليل الفرق بين النباتات العشبية المعمرة والنباتات الحولية بافتراض أن التعدد المجموعى قد حول الأنواع الحولية الى أنواع معمرة أو أن المعمرة قد اشتقت من الحولية ذات الأعداد الكروموسومية المنخفضة ، كما اقترح ذلك مونتزينج (١٩٣٦) • وأكثر الاحتمال أن الجواب يقع فى الحقيقة بأن الحوليات لها فرصة معينة ضئيلة لتكوين متعددات المجموعات أثناء السنة الواحدة التى تعيشها ولا سيما اذا كانت هجنا نوعية عقيمة • أما الهجن المعمرة العقيمة ، اذا كانت قوية وتتمتع بوسيلة للتكاثر الخضرى فليس أمامها سوى الانتظار حتى تتهيأ لها الفرصة للتضاعف لانتاج متعدد مجموعى خلطى خصب •

وقد يكون ما يظن أنه من القلة النسبية لمتعددات المجموعة فيما بين الأنواع الخشبية مضللا الى درجة كبيرة ، وكما أشار ستبنز (١٩٣٨) ، فان الأعداد الأساسية لهذه الأنواع (١١ ـ ١٦) أعلى من الأعداد الأساسية فى الطرز العشبية (أكثرها شيوعا ٧ و ٨ و ٩) وقد يتسرب الشك الى وجود حالة مشتقة من التعدد المجموعى • ومن المعتقد الآن أن هذا ممكن تماما حيث قد وجدت الأعداد الأساسية ٧ و ٨ و ٩ فى العائلة القشدية الاستوائية والعددان ٦ و ٧ فى البقلية البدائية وهى تحت عائلة خشبية من العائلة البقلية الكبيرة البدائية (ستبنز ١٩٥٠) •

ويبدو أن مغطاة البذور ، فى مجموعها ، تتمتع اذا بشكل من التطور أحسن مايوصف به أنه شبكى وليس شجريا (متفرعا) ، فقد أدى التهجين الى

المشاركة فى التوافيق الجينية ، وقام التعدد المجموعى بتثبيتها وفى نفس الوقت أمن الطاقة التوالدية باعادة الخصوبة • وسيحتفظ بمناقشة التعدد المجموعى كعامل تطورى يمتد الى مابعد حدود النوع الى جزء قادم من هذا الباب ، ولكن من الواضح أن تداخل خطوط التسلسل النشوئى فى مغطاة البذوريقف فى تفارق حاد مع الطوابع الجلية السلبية نسبيا التى تفصل الأجناس والعائلات فى المملكة الحيوانية حيث لم ينتشر كل من التهجين والتعدد المجموعى.

ويجب اعتبار أى استنتاجات استخلصت فيما يتعلق بالانتشار الواسع والتوزيع الجغرافى لمتعددات المجموعة بالمقارنة مع ثنائيات المجموعة ، ذات صبغة اجتهادية فى الوقت الحاضر • ان لم يكن لشىء فلأن معظم البيانات المتوافرة مستمدة من فلورات المناطق المعتدلة والشمالية المعتدلة • ولم تبحث فلورات المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية الا لماما ودون اتصال • الا أن العثور على أعداد أساسية منخفضة فى العائلتين الاستوائيتين ، القشدية والبقلية ، قد يستلزم اعادة تقدير نسب متعددات المجموعات بين الأنواع الخشبية فى مناطق شمالية أخرى • وبالاضافة الى ذلك ، فان تكوين فلورامعينه، سواء كانت النباتات الخشبية أو المعمرة أو الحولية هى السائدة فيها ، قد يخضع لتحيز غير ظاهر الى أنماط التعدد المجموعى • وهكذا بين لوف و لوف (١٩٤٣) أن هناك تزايد مستمرا فى نسبة متعددات المجموعة نصادفه فى الفلورات المختلفة من شلسفيج ــ هولشتين فى ألمانيا الى سبيتزبرجن فى الشمال • وقد استخلصت النتيجة بأن هذا برهان على الحقيقة بأن متعددات المجموعة أكثر مقاومة للبرد ولذلك فانها تكون جزءا أكبر من الفلورات الشمالية بمقارنتها بالفلورات الجنوبية • غير أن هذه النظرية الفرضية قد قوبلت بالانتقاد (جوستافسون ١٩٤٨) رئيسيا على أساس أن المناطق الشمالية تحتوى على فلورا عشبية معمرة نموذجية تتوافر فى نباتات العائلات النجيلية والبردية والوردية ، فى حين أن المناطق الأكثر جنوبا تحتوى على نسبة أكبر من الأنواع الخشبية والحولية • ولا يمكن استخلاص استنتاجات مشروعة فيما يتعلق بطوابع التوزيع ، الا فى الحالات التى يمكن فيها مقارنة متعددات المجموعة بالثنائيات التى نشأت منها •

وقد قام ستبنز (١٩٥٠) بعمل هذا لما يقرب من ١٠٠ مجموعة واتضح أنه لا يمكن وضع تصميمات شاملة حيث ظهر أنه فى حوالى ستين من المجموعة المائة كانت التوزيعات لمتعددات المجموعة أوسع منها للثنائية ، فى حين أنه فى ٣٣ مجموعة شغلت بوضوح متعددات المجموعة مساحات أقل •

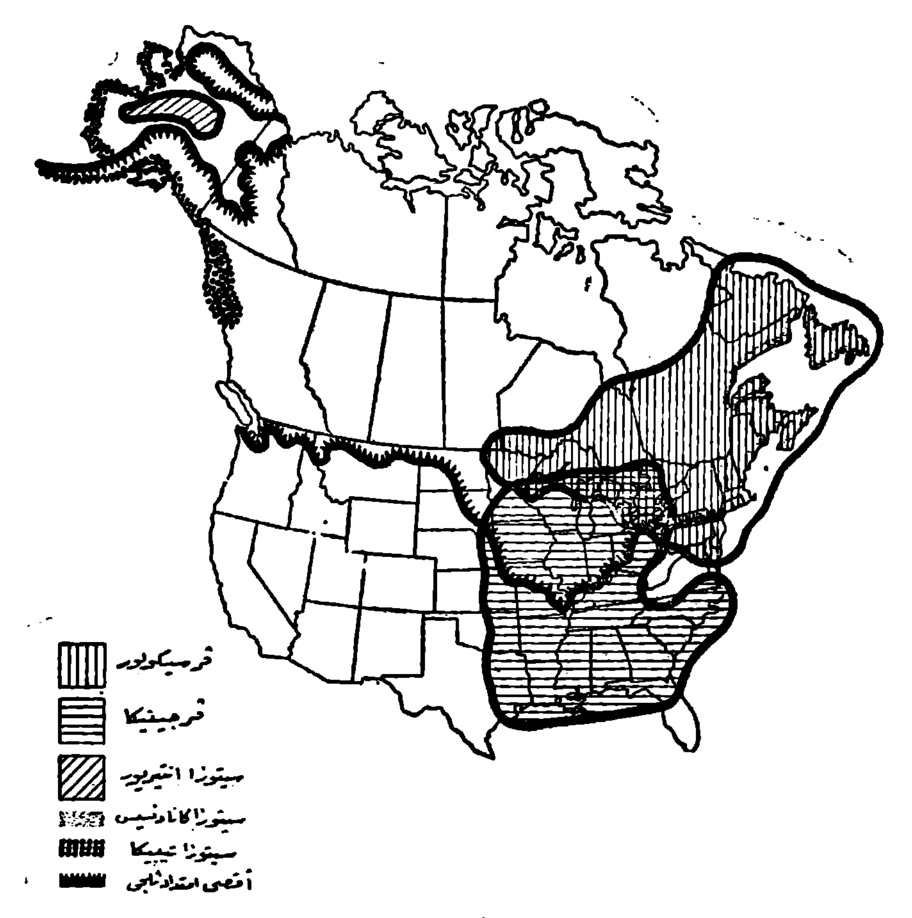
وفى ٣٣ مجموعة . ظهر أن متعددات المجموعة تشغل الوسط وتحيط الثنائية بها فى الحواف . بينما تظهر ٢٨ مجموعة العكس • وفى ٢٧ مجموعة ظهر أن متعددات المجموعة تشغل توزيعا أكثر شمالا من توزيع الثنائيـة . وفى سبع مجموعات كان التوزيع على العكس من ذلك •

على أنه يمكن استخلاص نتيجة واحدة وهى أن متعددات المجموعة تشغل مواطن مختلفة عن أقاربها الثنائية • وهذه المواطن . بصفة عامة . مواطن فتحت من جديد لتحتلها النباتات • وقد ينبىء هذا بأن متعددات المجموعه تتمتع بمدى أوسع من التحمل مما يسمح لها بشغل مواطن بيئية غير متاحة لثنائيات المجموعة • ولكن هذا يرتبط بالثروة التباينية التى تتوافر لثنائيات المجموعة لاســـتغلالها فى تكوين الطرز البيئية • فمثلا تتمتع بعض الأنواع الثنائية المجموعة فى الجنس روزا بمثل هذا التصنيف الدفين النابع منها . ويبدو أنها تسرى وتنتشر الى نفس درجة الاتساع ونفس السرعة اللتين تنتشر بهما أقاربها ذات المجموعات المتعددة •

وهناك عدد من الأمثلة الأخرى يمكن استخدامه لتوضيح النقطة التى نشير اليها • فالنوع ، أيريس فرسيكولور (٢ ن=١٠٨) ، وهو نبات العلم الأزرق العادى للشمال الشرقى وهو متعدد خلطى للمجموعات مستمد من أيريس فرجينيكا صنف شريفى (٢ ن=٧٢) ، وأيريس سيتوزا صنف انتريور (٢ ن = ٣٦) • وأكثر ما يتوزع الأول فى الجزء الجنوبى الشرقى من (أمريكا الشمالية) بينما ينعزل الثانى فى داخل الاسكا (شكل ١٦ ــ ٢) . أما ايريس فرســـيكولور فينحصر تماما داخل مســـاحة تشغلها « صفحة وسكونسن الثلجية » • ويبدو من المحتمل أن التهجين بين سيتوزا وفرجينيكا قد حدث أثناء عصر البليستوسين وعند حافة الثلج الزاحف ومنذ ذلك الوقت اندثر سيتوزا . الذى يحتمل أنه كان ذا توزيع أوسع . من المناطق التى بينهما . واحتفظ فرجينيكا بمكانه الجنوبى بينما زحف فرسيكورور الى مناطق انكشف عنها الثلج المتراجع • وعلى هذا يقع النوع المتعدد المجموعات الخلطى بين طرزيه الأبويين المحتملين . ولكنه يتداخل فى توزيعه مع واحد فقط من النوعين •

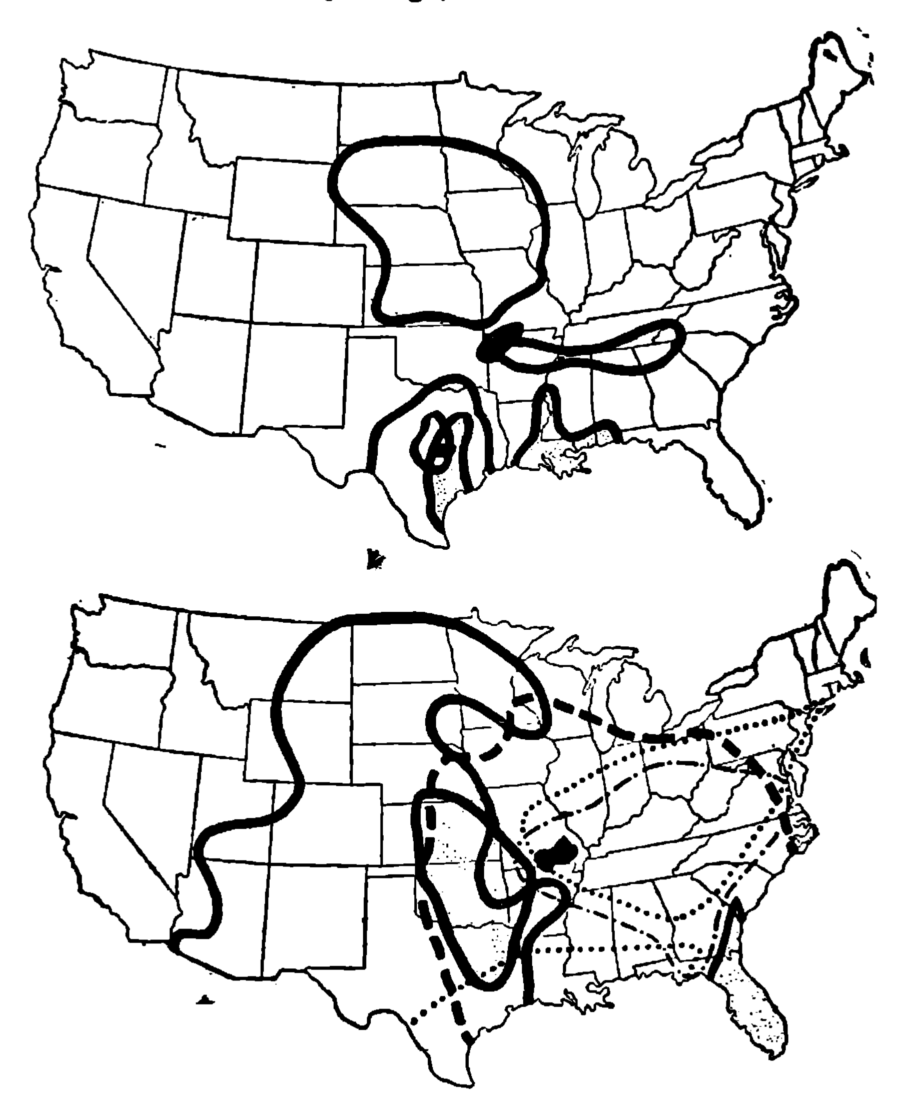
وتوضح أنواع الترادسكانتيا فى أمريكا الشمالية مقدرة بعض متعددات المجموعة على الانتشار الواسع تحت ظروف بيئية مضطربة (اندرسون وودسون ١٩٥٣ . اندرسون وساكس ١٩٣٦) . حيث تنتشر جـدا ترادســكانتيا

أوكسيدانتاليس فى منطقة الوسط الغربية ويرجع ذلك جزئيا الى مقدرة هذا النوع على التكاثر والانتشار على جانبى الخطوط الحديدية · وتنتشر ترادسكانتيا



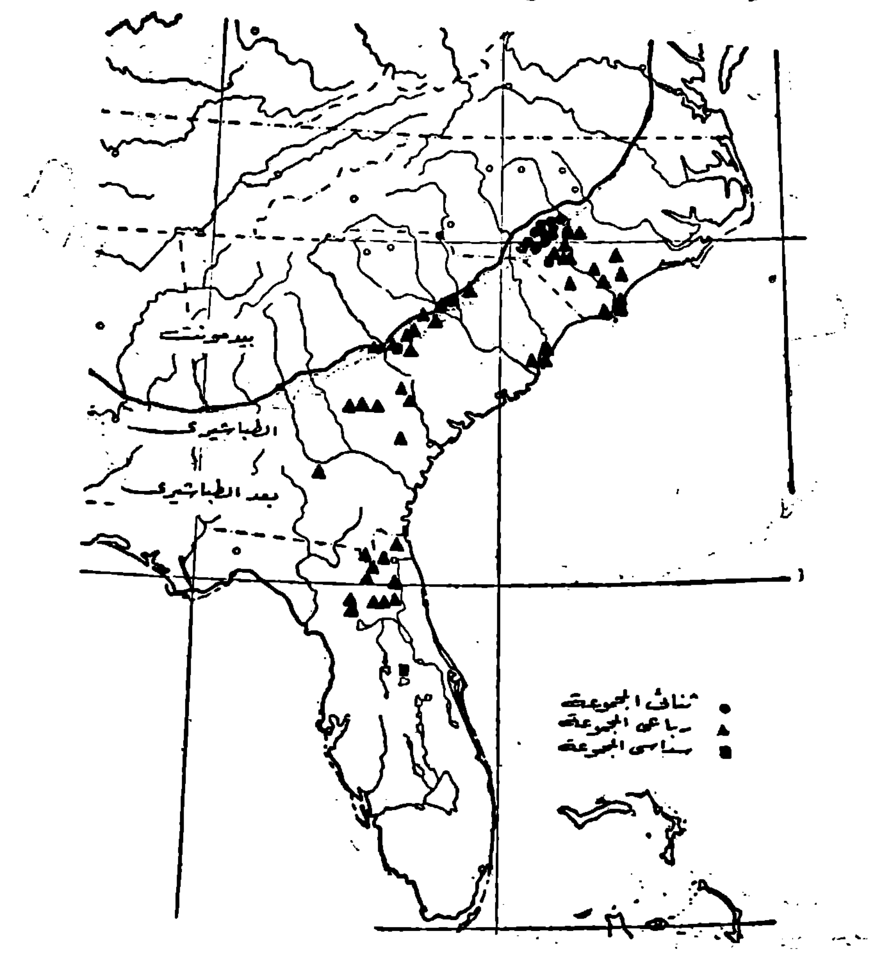
شكل ١٦ ـ ٢ : توزيع عدد من صور الأيريس وعلاقة هذه التوزيعات بأقصى امتداد ثلجى فى عصر البليستوسين ·

فرجينيانا بشكل مماثل وترادسكانتيا ساب آسبرا على نحو أقل ، غير أن مواطن كل منهما تختلف عن الأخرى وكذلك عن مواطن ت · أوكسيدانتاليس· ولكن الصور الثنائيه المجموعة تتركز رئيسيا فى جنوب الولايات المتحدة وفى المناطق الهضبية فى تكساس وباستثناء ت · براكتياتا فان هذه الصور لم تظهر الا قليلا من المقدرة على الانتشار خارج الحدود (شكل ١٦ ـ ٣) ·



شكل ١٦ ـ ٣ التوزيع التقريبي لأنواع الترادسكانتيا الثنائية والرباعية المجموعة فى الولايات المتحدة (أعلى) الأنواع الثنائية المجموعة الخطوط المتصلة ، ت براكتياتافىالغربالوسط و ت هيوميليس فى تكساس ، و ت . هيرسوتيكولس فى الولايات الجنوبية ، وت . جيجانتيا فى وسط تكساس المساحات المنقوطة ت باليودوزا فى دلتا المسيسبى وت سوباكوليس فى تكساس ؛ المساحات السوداء ، ت ارنستيانا فى الاوزاركس و ت . ادوارد زيانا فى تكساس . (أسفل) الأنواع الرباعية المجموعة الخطوط المتصلة ، ت أوكسيدا نتاليس ، الشرط ، ت . كاناليكيولاتا ، النقط ، ت . فرجينيانا فى الشمال و ت هيرسوتيفلورا على شاطىء الخليج ؛ شرطة ونقطة ت ساب آسبرا المساحات المنقوطة ت تاربياى فى الغرب الوسط و ت روزيولنز فى فلوريدا المساحات السوداء ت لونجيبيس

وترادسكانتيا براكتياتا هو النوع الوحيد بين الأنواع الثمانية الثنائية المجموعة الذى قارب من حيث المركز النوع العشبى . ويصل متوسط مدى انتشار كل منها الى حوالى ٨٠ر٠٠٠ ميل مربع ٠ أما الأنواع الرباعية المجموعة التسعة فيشغل كل منها متوسطا للمدى حوالى ٣٧٥ر٠٠٠ ميل مربع . ممايعطى للأنواع الرباعية المجموعة ، عند ترجمة ذلك الى قوة الانتشار ، تفوقا بنسبة حوالى ٢ : ١ ٠ وفى الجهات التى يوجد فيها كلا الطرازين من الأفراد ، الثنائية والرباعية المجموعة ، لنفس النوع ، كما هو صحيح للنوعين ، ت ٠ أوكسيدا نتاليس و ت ٠ كاناليكيولاتا ، نجد أن الثنائية منها ، بمقارنتها مع الرباعية محدودة على نحو ضيق جدا فى توزيعها ٠



شكل ١٦ ـ ٤ : توزيع ثلاث صور سيتولوجية من كوثبرتيا جرامينى بالنسبة لجيولوجية السهل الساحل الجنوبى الأطلنطى ٠

وللنوع كوثبرتيا جرامينى ، وهو نوع صحراوى ينمو على التلال الرملية وقريب جدا لمجموعة ترادسكانتيا فرجينيانا ، بعض الأهمية حيث انه يختلف عن الأنواع الأخرى التى بحثت • ويظهر أن له صورة رباعية المجموعة (جايلز ١٩٤٢) ، وتشغل الصورة الثنائية المجموعة مساحة محدودة جدا فى جنوب كارولينا الشمالية وهى جيولوجيا قديمة (من الحقبة الطباشيرية) وربما يمكن اعتبارها بقايا عشيرة وصلت الآن الى حالة أثرية (شكل ١٦ ـ ٤) • أما المنطقة الساحلية التى يشغلها الطراز الرباعى المجموعة فأكبر جدا وتمتد رئيسيا الى الشرق والجنوب ، وهو جيولوجيا صغير العمر (من الحقبة الجليدية) ، وقد نشأ حديثا مع انحسار البحر • ويرتبط بانتشار الطرز الرباعية المجموعة كبر حجمها وقوة نموها وتنوعها السيتولوجى ، وهذا تفارق ملحوظ مع الطرز الثنائية المجموعة المتجانسة والأقل فى قوة النمو • وقد تهجن نوع متصل القرابة فى الجنوب مع الصور الرباعيه المجموعة ونشأ من هذا الاتحاد هجين سداسى المجموعة •

وعلى الرغم من أن هذا لا يخرج عن أنه قليل من الأمثلة التى يمكن أن تذكر للدلالة على أن متعددات المجموعة تختلف غالبا فى مواطنها وتوزيعها عن ثنائيات المجموعة التى استمدت منها • فلا يزال هناك الكثير من متعددات المجموعات موجودا على هيئة أنواع معزولة تبعد كثيرا فى بعض الحالات عن أقاربها الثنائية التى تماثلها تقسيميا أو فى الواقع من غير الأصول الثنائيةالتى انبثقت منها • وتعتبر السرخسيات القديمة ، اكويسيتوم وليكوبوديوم وسيلوتوم وتميسيتريس وأوفيوجلوسوم من هذا القسم الأخير ، وربما تعزى مقدرتها على استمرار البقاء الى الدرجة العالية من التعدد المجموعى التى تتمتع بها • ويعتقد مانتون أن فرنات ماديرا المتعددة المجموعة قد نشأت من أصل قديم بينما يرجع التعدد المجموعى المستفيض بالجزر البريطانية فى غالب الأمر الى تأثيرات الحقبة البلايستوسينية (الجليدية) المثيرة للاضطراب •

ومن الممكن فى بعض الحالات ، أن يمدنا سجل الحفريات بمعلومات عن التوزيع القديم لهذه الطرز ، وفى حالات أخرى ، حيث لا تزال كل الطرز المتعددة المجموعة والثنائية تتمتع بالوجود ولكن كلا منهما شاسع الانفصال عن الآخر ، فانه يمكن افتراض أنهما كانا فى زمن ما يشغلان المساحات التى تفصلها • وقطن الدنيا الجديدة الرباعى المجموعة ، جوسيبيوم هيرسوتم نوع مخلق أسهمت فيه الأنواع الثنائية المجموعة ، الأسيوية والأمريكية ، فى

تركيبه المجموعى الحالى . وما زال موضوع كيفية اجتماعها محل جدال الآن . ولكن التحليل الكروموسومى لا يترك الا قليلا من المجال للشك فى أصل أبوته . والموقف فى الأيريس ، الذى سبق وصفه ، يعتبر مثلا لتوزيع كان متصلا فى زمن ما وانقطع اتصاله الآن . ونفس الشىء صحيح فى أنواع البرومص فى أمريكا الشمالية وأمريكا الجنوبية (أنظر ما بعده) . وفى أنواع البايونيا فى أوروبا وآسيا وفى أنواع أوريزوبسيس فى أمريكا الشمالية وأوروبا (ستبنز ١٩٥٠) . ولهذا فان العلاقات المكتشفة عن طريق الدراسات الكروموسومية هى وسيلة تساعد فى تحليل أنماط التوزيع فى الأزمان السالفة وتربط المعلومات عن التوزيعات المتقطعة التى عرفت سابقا فقط من دراسات نباتية جغرافيه .

التعدد المجموعى ونشوء الأنواع

كان مدلول الأجزاء السابقة من هذا الباب أن التعدد المجموعى قد لعب دورا فى غاية الأهمية فى نجاح مغطاة البذور بوصفها الفلورا التى تسود العالم ، وانها قد لعبت دورا مماثلا بين الفرنات الخيطية الحوافظ البوغية . وعلى الرغم من أنه لم يعد من الممكن اعادة تكوين الأحداث القديمة فانه قد يبدو أن التعدد المجموعى كان عاملا هاما أيضا فى الماضى وذلك على أساس وجود أعداد عالية من التعدد المجموعى فى بعض النباتات السرخسية المعينة القديمة والتى لا تزال باقية الى الآن .

وتكشف الأدلة المأخوذة من الحفريات القديمة عن أن مغطاة البذور قد مرت بأربع فورات تطورية ــ فى الحقبات الطباشيرية والثلاثية المتوسطة والأخيرة والجليدية والحديثة ــ ومن المعتقد أن هذه الفورات نشأت عن تغيرات جوية أو غذائية شجعت التهجين والتعدد المجموعى . وفى الحالات التى لا يوجد فيها فى الفلورا الا بقايا من متعددات المجموعة ، أو فى الحالات التى توجد فيها الطرز المتعددة المجموعة والطرز الثنائية المجموعة المتصلة معها فى الأسلاف فى توزيع متصل ، فانه يمكن افتراض أن هذا التعدد المجموعى ذو أصل قديم النشأة . أما فى الحالات التى توجد فيها الطرز المتعددة المجموعة مع الطرز الثنائية المجموعة فى نفس المساحة (مثلا ماديا ستريجرا

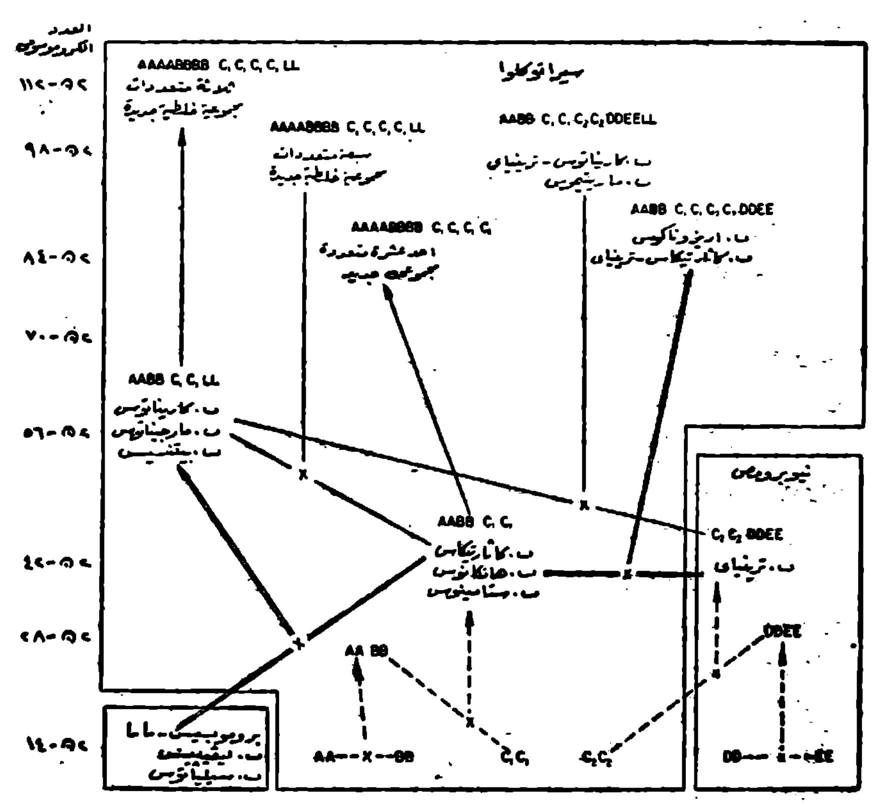
سيليس على الشاطىء الغربى للولايات المتحدة (كلوسن وكك وهايزى ١٩٤٥). فمن المحتمل أن يكون مثل هذا التعدد المجموعى ذا أصل حديث النشأة ، فمركب الأيريس السابق وصفه ، دون شك ، ذو أصل بليستوسينى (جليدى) كما أن مركب الأوريزوبسيس الحشبى المجزأ حاليا بين أمريكا وأوروبا يرجع الى الأزمان الثلاثية (ستبنز ١٩٤٩ أ) ٠

غير أنه لا يمكن اسناد التأكد الى أى مركب تطورى معين الا اذا كانت الصورة السيتولوجية كاملة ، اذ يهيىء التناظر الكروموسومى الأساس الحاسم للبت ٠ ومع أنه قد أمكن ، بصفة أساسية ، اعادة تكوين بعض الأنواع من متعددات المجموعة مثل : جاليوبسيس تتراهيت ونيكوتيانا تاباكم وجوسيبيوم هيرستوم ، فى المعمل من آبائها الثنائيه المحتملة ، فانه يجدر بنا أن نفحص بالتفصيل الدراسات الكاشفة التى حلت ألغاز التاريخ الماضى لبعض المجموعات المعينة ٠ وبينت دور التعدد المجموعى فى نشوء الأنواع ٠

وبرومص جنس كبير من العائلة النجيلية ، وهى عائلة تحتوى بين أنواعها ٧٠ ٪ من متعددات المجموعات ٠ والبرومص منتشر خلال كل من الأمريكتين ، الشمالية والجنوبية ، وكذلك فى أوراسيا ٠ وتتصل الدراسات النشوئية التسلسلية بالأنواع الأمريكية التى تقع فى ثلاثة أقسام (ستبنز ١٩٤٧ ، ١٩٤٩ ب ، ستبنز وطوبجى ١٩٤٤ ، ستبنز وطوبجى وهارلان ١٩٤٤) ٠ وكما يدل شكل ١٦ ــ ٥ فان للتعدد المجموعى دورا كبيرا فى العلاقات النشوئيـــة التسلسلية فيها ، وهى حقيقة يمكن اختبارها بدراسة الهجن بين الأقسام الثلاثة والنوع برومص لافيبيس من القسم بروموبسيس هو النوع الثنائى المجموعة الوحيد الذى يعرف أنه أسهم بمجموعته فى متعددات المجموعة ٠ وهو يوجد فى الجزء الغربى من أمريكا الشمالية ٠ ويمكن اقتفاء مجموعتيه (LL) بدقة بسبب كبر الحجم الشاذ للكروموسومات فيها ٠ وتحتوى المتعددات السداسية المجموعة من القسم سيراتوكلوا (مثلا برومص كاثارتيكاس) على المجموعات A و B و C_1 وتتركز هذه الأنواع فى أمريكا الجنوبية ٠ والأنواع الثنائية التى أسهمت بهذه المجموعات غير معروفة حيث أنها اما قد فقدت واما لم تكتشف بعد وتحتوى ثمانيات المجموعة (كاريناتوس ومــارجيناتوس وماريتيموس) على هذه المجموعات مضافا اليها المجموعة (L) من نوع ثنائى شبيه بالنوع لافيبيس ولكنها تتوزع غالبا فى أمريكا الشمالية ٠ والنوع برومص ترينياى نوع سداسى المجموعات يتوزع فى كل من الأمريكتين وبه

المجموعة C_2 التى تشبه فى تناظرها C_1 الموجودة فى أنـواع أمريـكا الجنوبية السداسية بالاضافة الى المجموعتين D , E المجهولتى الأصل · أما النوع برومص اريزوناكوس من أمريكا الشمالية ويحتوى على اثنتى عشرة مجموعة ، (وكان فى وقت ما يعتبر صنفا من ب · كاريناتوس ولكن دراسته السيتولوجية كشفت الحقيقة بأن أصل نشأته يرجع جزئيا الى ب · كاريناتوس . أما المجموعات C_2 , D , E) فقد أتت من سلف آخر شبيه ببرومص ترينياى ·

ولهذا فانه يبدو أن أعضاء مركب البرومص السداسى المجموعة التى تنتمى الى أمريكا الشمالية قد اختفت · غير أن الأدلة من الحفريات تشير الى أن التهجين اللازم لتحقيق هذه العلاقات قد وقع فى الحقبة البليستوسينى وأن



شكل : ١٦ ـ ٥ : لوحة تبين العلاقات النشوئية التسلسلية بين أنواع جنس برومص المعروفة ومنشا متعددات المجموعات الخلطية ، تمثل الخطوط المتقطعة العلامات الفرضية بين الأنواع المعتقد بانقراضها أو عدم اكتشافها · الخطوط المزدوجة ، العلاقات التى حققت تجريبيا بين الأنواع الموجودة· الخطوط الفردية ، منشا متعددات المجموعة الجديدة المستحدثة صناعيا ·

الأنواع السداســية المجموعة قد اختفت من أمريكا الشمالية أثنــاء الحقبة البليستوسينية (الجليدية) • ويمكن أن يعزى هذا الاختفاء الى الظروف الجوية التى صاحبت الجليد • ومما يجعل هذا الاقتراح مستساغا معرفة أن أنواع أمريكا الجنوبية السداسية المجموعة تتوام مع جو ألطف من الذى يتوافر الآن فى أمريكا الشمالية أو معرفة أن الأنواع الثمانية المجموعات قد طردتها وحلت مكانها عن طريق المنافسة (ستبنز ١٩٤٧) • وانتاج عدد من متعددات المجموعات الخلطية فى هذا الجنس يوضح على نحو قاطع جدا أنه من غير الممكن التنبؤ بقوة أو عقم متعدد للمجموعة جديد النشأة على أساس معرفة الخصائص الأبوية (ستبنز ١٩٤٩) • كما يجب أن نستخلص أن المتعددات التى نجحت فى البقاء لاتمثل الا أقلية من العدد الكلى من المحاولات التى تهيأت فى الماضى •

ولا تخلو هذه الطرق المقارنة لتحديد تناظر المجموعات وأصلها من مزالق تصاحبها • فقد تفقد المجموعات فى المتعددات شخصيتها عن طريق حدوث انتقالات بين أفراد الكروموسومات المنتمية الى مجموعات مختلفة مما يؤدى بالتالى الى فقد التزاوج فى حين أنه على النقيض ، قد يقع تزاوج بين أفراد من الكروموسومات تنتمى الى مجموعات مختلفة وبذلك تحجب ظهور اختلافها فى الأصل • غير أن عقيــدة التناظر ، كما تعكسه علاقات التزاوج فى الانقسام الميوزى ، لا تزال تهيىء بصفة عامة ، أحسن وسيلة سيتولوجية للفصل فى قرابة الأسلاف •

وفى الحالات التى يمــكن فيها ربط الكشوف السيتولوجية بالبيانات الوراثية يتيسر الوصول الى تحليل لخطوط النشأة التسلسلية أكثر دقة وقد تحقق هــذا بأعظم درجات النجــاح فى حالة قمح الخبز العادى السداسى المجموعة ، تريتيكوم آستيفوم ، وقد رمز الى المجموعات الثلاث التى تكون هذا النوع بالحرف D , B , A (سيرز ١٩٤٨) • والاتفاق عام على أن المجموعة D مستمدة من جنس مخالف « آجيلوبس سكواروزا » ، وهو نوع عشبى صغير من الشرق الأدنى • أما المجموعتان B , A فهما مستمدتان اما من النوع الرباعى المجموعة ت • داى كوكويديس ، وهو نوع برى • واما من ت • داى كوكوم ، وهو نوع منزرع • وهاتان المجموعتان متصلتا القرابة الى حد ما ويحتمل أن تكون المجموعة A قد استمدت من ت • مونوكوكوم أو من ت • آجيلوبويديس ، والمجموعة B من نوع آخر ثنائى المجموعة غير معروف الآن • وقد أنتج التلقيح بين آ • ســكواروزا وبين

ت . داى كوكويديس هجينا شبيها جدا بالنوع ت . سبلتا الذى اشتق منه ت . آستيفوم ونتج عن مضاعفة العدد الكروموسومى نبات سداسى المجموعة خصب وهذا بدوره كان خصبا عند تلقيحه مع ت . سبلتا (ماك فادن وسيرز ١٩٤٦) . وعلى هذا فان الصفات التى تميز الأقماح السداسية المجموعة من الأقماح الرباعية المجموعة مستمدة من جنس مختلف . وتشير دراسات اضافية الى أن القمح الذى زرعه قاطنو البحيرة فى العصر الحجرى (النيوليثى) فى أوروبا هيأ النوع الرباعى المجموعة الذى تهجن من آ . سكواروزا مما يدل على أن أقماح الفالجير قد نشأت بعد مولد حرفة الزراعة .

وتدل الدراسات الوراثية المستفيضة التى أجريت على الأقماح المختلفة ومقارنة المجموعات الثلاث ومواقع الجينات فيها الى ما بينها من مشابهات ومن متناقضات فى التناظر . وتسمح هذه الدراسات باسناد اسهامات كل من المجموعات الثلاث للمجموع الوصفى لأقماح الفالجير الى مصدره الأصلى وتعيد تأكيد الحقيقة بأن خطوطا منفصلة للتطور وقعت على المستوى الثنائى للمجموعة تطمس غالبا نتيجة لاتحادها واختلاطها على مستويات أعلى من التعدد المجموعى . وانه لهذا السبب فى الغالب ، قد استخدم تقسيميا ، الاصطلاح « مركب النوع » ليشمل مجموعة متباينة من الصور المتصلة القرابة .

ويعتبر مركب سانيكيولا كراسيكوليس مثلا للحيرة التى تواجه المشتغل بالتقسيم والتى يمكن حلها عن طريق البحث السيتولوجى (بل ١٩٥٤) . فهو نوع واسع الانتشار ، عديد الصور ، على درجة عالية من المواءمة البيئية ، ويتألف من رباعيات وسداسيات وثمانيات المجموعة . ومن المعتقد أن رباعيات المجموعة هى هجن ناتجة من تلقيحات بين نوعين ثنائيين س . لاسينياتا وس . هوفمانياى ، ضوعفت كروموسوماتها . وربما نشأ السداسى من اتحاد جاميطة مختزلة بأخرى غير مختزلة من الصورة الرباعية المجموعة . بينما توجد ثمانيات المجموعة فى عدة طرز . فالبعض يبدو أنه ثمانيات ذاتية خلطية بينما يبدو البعض الآخر ، وهو الى حد ما أكثر تميزا مورفولوجيا ، أنه قد نشأ من تلقيح بين سداسى المجموعة ونوع ثنائى ثالث ، س . بايبينا تيفيدا . ويبدو أن التفضيل البيئى ليس له أية علاقة بدرجة التعدد المجموعى . ولهذا يجب افتراض أنه يعتمد على التباين الجينى أكثر منه على التعدد المجموعى بالذات . وتؤلف المكونات المختلفة رغم الأصول

المتباينة للنشأة فى هذا المركب ، تقسيميا نوعا واحدا واسع التباين • ومع ذلك فان الأدلة السيتولوجية تبين كيف حدث ذلك عن طريق التهجين وكيف أصبح ثابتا عن طريق التعدد المجموعى •

وما سبق من تعداد الأوجه المختلفة للتعدد المجموعى يترك سؤالا تطوريا يتطلب الاجابة عنه وهو : هل يمكن للتعدد المجموعى أن يؤدى الى تكوين مجموعات فى الدرج التقسيمى أعلى من النوع ؟ ويبدو أن الدليل المباشر المتوافر حاليا يقدم اجابة سلبية ، حيث ان الأنواع المستمدة عن طريق التهجين والتعدد المجموعى لا تبتعد جذريا عن أسلافها الثنائية المجموعة سواء من الوجهة المورفولوجية أو البيئية • والاعتقاد العام أن غالبية التغيرات الوراثية التى تؤدى الى التميز الى أجناس أو الى عائلات تنشأ على المستوى الثنائى للمجموعة ، وأن التعدد المجموعى هو فى الواقع عامل محافظ ، ودون شك عامل معوق يمنع الانعزال الضرورى لتكوين واستتباب الشعب المتفارقة • فبينما يقدم التباين الجينى والتعدد المجموعى غير المكتمل امكانيات عظمى لهذا التفارق ، فان التعدد المجموعى يقدم الثبات المستمر والبقاء للتوافيق الجينية التى تكونت بالفعل •

غير أن هناك أدلة غير مباشرة تشير الى أن وجهة النظر هذه محدودة جدا بحيث لا يصح اعتناقها دون تحفظ • فهناك بلا شك ، كما بين ستبنز (١٩٥٠) كثير من الأنواع الخشبية نشأت فى الأزمان الأولى عن طريق التعدد المجموعى وتسلك الآن كأنواع ثنائية المجموعة • والمعتقد أن عديد المجموعات يمكن أن يتحول الى ثنائى للمجموعة عن طريق التغيرات التى تقلل تدريجا التناظر بين المجموعات الكروموسومية الموجودة • وعملية التحول هذه فى حد ذاتها ، هى عامل تطورى يميل ، مع الزمن ، الى أن يزيل تأثيرات الاستقرار الناتج من التعدد المجموعى ، ويسمح للتغير الجينى والتعدد المجموعى غير المكتمل بأن يعملا ثانية كما لو كانا على مستويات الحالة الثنائية المجموعة • واضافة هذا الى الحقيقة بأن متعددات المجموعات غزاة لمواطن جديدة ، فان التباين والعزل الضروريين للتفارق يتوافران •

ويبدو أن القبيلة التفاحية بكاملها التابعة للعائلة الوردية قد نشأت عن طريق التعدد المجموعى • وحيث ان العدد الأساسى بها هو ١٧ فمن المحتمل جدا ــ على أسس مورفولوجية وكذلك على أسس سيتولوجية ــ أن تكون القبيلة

التفاحية من المتعددات القديمة للمجموعة التى تحولت الى الحالة الثنائية ، وأنها مستمدة من قبيلة سبيرويدى (ن = ٩) من ناحية ، ومن قبيلة برونويدى (ن = ٨) من ناحية أخرى (ساكس ١٩٣١ ، ١٩٣٢ أ) • ويمكن افتراض نشأة مماثلة لكثير من أجناس العويلات الثلاثة للعائلة البقلية (سن ١٩٣٨ ، اتشيسون ١٩٤٧) . ولكن تعوق النشأة القديمة لهذه الأجناس (ربما فى العصر الطباشيرى) أى بحث عن أسلافها المحتملة •

وقد يحق اذا القول بأن النجاح المباشر الذى تلاقيه المشتقات العديدة المجموعات ، يكمن فى قدرتها على الإستتباب وكذلك على فتح مواطن جديدة • ولكن مع مرور الأحقاب الطويلة فان اعادة ترتيب المجموعات المنفصلة يرجع بمتعددات المجموعة الى حالة ثنائية للمجموعة أساسا • وعلى هذا تسمح بدخول التعدد المجموعى ثانية فى مرحلة تالية من الدورة التطورية المستمرة ويقل احتمال حدوث ذلك المرة بعد الأخرى كلما ارتفعت درجة التعدد المجموعى ، مع اعتبار الحالة الرباعية للمجموعات أعظم المستويات صلاحية لحدوث هذه العملية • فالدرجات العالية من التعدد المجموعى تفرض قيودا أعظم على التطور التقدمى • وبهذه الروح يبطىء التعدد المجموعى على نحو دائم ويمنع نشوء الصور الجديدة. وعلى هذا يمكن اعتبار الأجناس سيلوتم وتميسيتريس واوفيوجلوسم من بين الفرنات وأقاربها وكذلك تعتبر متعددات المجموعات العالية فى عائلات مثل النجيلية أجناسا راكدة تطوريا •

وفى الحالات التى كان فيها التعدد المجموعى عاملا هاما ، ربما يمكن تصور تسلسل التطور على النحو التالى : الطفور الجينى ثم التغيرات الكروموسومية ثم الاتحادات الجديدة ثم التعدد المجموعى غير المكتمل ثم الانتخاب وهذا يهيىء الوسائل الرئيسية لانتاج الطرز الملائمة على المستوى الثنائى للمجموعة • ومن هذا الجمع المائج من الطرز البيئية تبرز أكثر النسائل المتفارقة التى تؤدى الى تكوين مجموعات تقسيمية أعلى • ولا يكون للتعدد المجموعى الذاتى ، نسبيا ، الا قليلا من الأثر على هذا المركب ، حيث لا يوجد الا قليلا من الأدلة على أن المتعددات الذاتية تختلف بقدر ملموس عن ثنائيات المجموعة التى نشأت منها • غير أنها قد تسهل التهجين وبذلك تسمح باختلاط المجموعات المختلفة التى بغير ذلك ، قد يمنع اختلاطها على المستوى الثنائى للمجموعة بعض العوائق • فكل من التهجين والتضاعف الكروموسومى فى الهجن النوعية حدث عفوى ، ولكن فى الحالات التى يتوافق فيها حدوثهما ، يؤدى دخول التعدد الخلطى على

المستوى الرباعى للمجموعة ، الى خلق نوع جديد مباشرة تقريبا • وهذا بالطبع على فرض مصاحبة التفارق المورفولوجى والخصوبة لهذا التغير •

وقد بينت تجارب التربية التى أجراها كلوسن وكك وهايزى (١٩٤٥) أن الهجن النوعية العقيمة لا تتحول جميعا ، عن طريق التعدد المجموعى الى صور خصبة قوية ، بل ربما تستبعد غالبيتها العظمى لعدم تلاؤمها • ولهذا فانه اذا أريد استغلال التعدد الخلطى الى أقصى الحدود يجب أن يتوافق اجتماع ، التوفيق الجينى المناسب والتهجين والتضاعف الكروموسومى • وتسير جميعا جنبا الى جنب • وقد تركب فوق المستوى الرباعى للمجموعة درجات مختلفة من التعدد لتعطى حالات معقدة من التعدد المجموعى ، وقد يثبت نجاحها ــ ومن أمثلة ذلك الحالات الموجودة فى النجيليات ــ ولكن ، على الأمد البعيد ، يحتمل أن يعاق استمرار التطور حيث ان الاتحادات الجديدة تهبط الى حد كبير كما أن اندثار الصور القريبة ستتركها فى « عزلة واضحة » كما حدث فى النباتات السرخسية العالية التعدد المجموعى •

وعلى المستوى الرباعى للمجموعة ، قد يمهد التحول الى الحالة الثنائية للمجموعة الوضع لبدء دورة أخرى من التطور شبيهة بالتى حدثت على المستوى الثنائى للمجموعة • غير أن القيود هنا تكون أشد صرامة ، وتزداد صرامتها مع ازدياد درجة التعدد المجموعى • ونتيجة لذلك تبدو المستويات الثنائية للمجموعة والى درجة أقل ، المستويات الرباعية للمجموعة ، أنها المصادر الرئيسية للأجناس والعائلات الجديدة • وتسهم درجات التعدد المجموعى الأعلى من ذلك فى زيادة عدد الأنواع فقط •

التعدد المجموعى فى الحيوانات

لم يعط للآن تفسير مقنع لانتشار التعدد المجموعى وشيوعه بين النباتات، فى الوقت الذى يكاد يكون غائبا تماما بين الحيوانات ــ وبالأخص فى البروتوزوا والقشريات والحشرات الغمدية الأجنحة والحرشفية الأجنحة والمستقيمة الأجنحة ــ ولكنه يكاد يكون دائما مصحوبا بالتكاثر العذرى (فاندل ١٩٣٨) • أما بين الحيوانات التى تتكاثر جنسيا فيكاد يكون معدوما بالرغم من الحقيقة فى أن المدى بين الأعداد الكروموسومية الأحادية فى بعض المجموعات المتصلة القرابة

يتسع كثيرا بدرجة تكفي أن تشمل عدة درجات من التعدد المجموعي . وهكذا فان من الحالات المشتبه فيها ان تكون تعددا للمجموعات فى الأسماك السالمونية (ن = ٢٩ ـ ٥١) والهامستر (ن = ١١ فى نوعين من جنس كريستيس و ٢٢ في جنس ميسوكريسيتس) وفي أبى الدقيق (ن = ١١ الى ٤٠ فى الجنس اريبيا) يعتقد هوايت (١٩٤٦) أنها أمثلة للتكسر الكروموسومى (يمكن أيضا للكروموسومات الاضافية الثانويه أن تسهم فى تكوين سلاسل متدرجة من الأعداد الأحادية للكروموسومات) وليست سلاسل تضاعفية ناشئة من بعض الأعداد الأساسية المعينة . وتدعم هذا الرأى أيضا بيانات شريدر و هيوز ـ شريدر (١٩٥٦) على الهميبتر ثيانتا كالسياتا ، حيث العدد الكروموسومى فيه هو ضعف العدد فى الأنواع المتصلة القرابة ولكن كمية DNA واحدة فى الحالتين .

وتعرف حالتان يبدو أنهما رباعيتان للمجموعة بالرغم من أن ظروف التكاثر فيهما ليست واضحة تماما . ففى الذبابة المنشارية ، ديبريون سيمايل، نظام تعيين الجنس بها هو «أحادى ـ ثنائى المجموعة» ويحتوى الذكر على أربعة عشر كروموسوما والأنثى على ٢٨ كروموسوما (سميث ١٩٤١) بينما تحتوى الأنواع المتصلة القرابة على ٧ للذكور و ١٤ للأنثى . وتسلك الكروموسومات الأربعة عشر فى ذكر د . سيمايل كوحدات أحادية وتمر جميعا الى قطب مفرد غير أنه فى الأنثى تتكون ١٤ وحدة ثنائية وليس هناك ما يدل على تكوين وحدات تزاوجية رباعية . ويمكن أن يدل ذلك على وجود حالة رباعية خلطية للمجموعة ، ولكن وجود التكاثر العذرى فى كل من الصور الثنائية المجموعة والرباعية المجموعة يجعل مركز التعدد المجموعى كعامل تطورى ، فى موضع يحوطه الشك .

وقد أبلغ شريدر (١٩٢٩) أيضا عن حالة شاذة للتعدد المجموعى فى الكوكسيد ، جوسيباريا اسبوريا ، حيث توجد أربع مجموعات أحادية من الكروموسومات فى الذكر ولكن اثنين منها تبدوان مختلفتى البكنوزية والأخرين عاديتان . وعلى هذا فان الحالة خارجة عن المعتاد ومن العسير تقديرها .

وقد فسر مولر (١٩٢٥) غياب التعدد المجموعى فى الكائنات التى تتكاثر جنسيا على أنه يرجع الى الاضطراب الذى يحدثه التعدد المجموعى فى انعزال عوامل الجنس . ومن الواضح أن هذا صحيح فى الحالات التى

يكون الجنس فيها نتيجة توازن بين كروموسومات X والأتوسومات ففى الدروسوفلا ميلانو جاستر مثلا كانت الأفراد الثلاثية المجموعة أو الثلاثية للكروموسوم X ، اما اناثا واما بينية الجنس ولم تكن أبدا ذكورا عاملة ٠ وحصلنا على تأكيد هذه النظرية من الموسات (الحزازية) الثنائية المسكن ومن بعض مغطاة البذور الثنائية المسكن ٠

على أن الموقف فى نبات الميلاندريوم دايويكوم يدل على أن الحالة الثنائية المسكن والتعدد المجموعى ليسا متنافرين على أساس أن الكروموسوم Y مثله كمثل الكروموسوم X عامل فى تعيين الجنس على نحو يكون فيه الكروموسوم Y اقوى فى كفايته عن الكروموسوم X ٠ فالأفراد الرباعية المجموعة ذات التركيب XXXX اناث فى حين أن الأفراد ذات التركيب XXXY و XXYY و XYYY ذكورا (وارمكى وبليكسلى ١٩٤٠ ، وسترجارد ١٩٤٠) ، ويعطى الفردان XXXY و XXXX كأبوين نسلا من الجنسين بأعداد متساوية بانتظام ٠ أما الذكور XXYY و XYYY فتعطى غالبية من الذكور فى النسل على أساس أن توزيع الكروموسومات الأربعة كان فى أزواج ٠ والاكزولتول فى الحيوانات ، هو الكائن الوحيد الذى يعرف فيه أن للكروموسوم Y دورا فى تعيين الجنس وهذا مما يجعل نظرية مولر الفرضية عامة التطبيق ٠

الباب السابع عشر

التكاثر الأبومكتى والتكاثر العذرى

التطور من أعظم الخصائص المميزة للعالم العضوى ويقبع أساسه فى تباين نظامه الوراثى والقوة الانتخابية للبيئة • ولذلك فان سبل التغير التطورى التى يمكن استكشافها بنجاح تقتصر فقط على البيئة المادية التى يعيش فيها الكائن وعلى التغيرات التى يمكن أن ينتهى اليها نظامه الوراثى • وتؤلف الطفرات الجينية المصدر الرئيسى للتغير مع مساعدة التوافيق والاتحادات الجينية الجديدة والتغيرات الكروموسومية والتهجين والتعدد المجموعى المكتمل وغير المكتمل على الأوجه التى تم وصفها •

ولا يمكن أن يكون هناك شك فى أن التكاثر الجنسى هو احدى الدعامات الأساسية فى النظام الآلى للتطور ، فهو كما يبين الواقع يسمح باتحاد جاميطات مختلفة وراثيا وهكذا تقدم للبيئة تراكيب جينية متنوعة يجرى عليها الانتخاب الطبيعى • ويدل التعدد المتزن للمظاهر الذى يوجد فى أنواع الدروسوفلا على دقة حساسية التوافيق بين التركيب الجينى والبيئة غير أن كثيرا من الكائنات قد عزفت ، جزئيا أو كليا ، عن التكاثر الجنسى الى التكاثر اللاجنسى ـ وليس المقصود هنا أن يشمل هذا صور الحياة التى لم تصل فى تطورها بعد الى مستوى التكاثر الجنسى ـ وهذه الصور كما يبدو قد ضحت بسلوكها هذا بالمرونة الوراثية اللازمة لاستمرار التغيير التطورى وذلك بانسحابها من المجتمع الجنسى واحتفاظها ، دون تغير ، بتراكيب جينية معينة من التى تتمتع بمزايا مباشرة للبقاء فى الحياة •

ويمكن ببساطة جمع الطرز المختلفة للتكاثر اللاجنسى التى تعوض عن التكاثر الجنسى ، بل تحل محله فى كثير من الحالات ، تحت المصطلح « التكاثر الآبومكتى (البديلى للاخصاب) » • أما التكاثر العذرى (البكرى) الذى يعرف بأنه تكوين فرد جديد من بيضة دون اخصاب فهو ليس الا وجها من

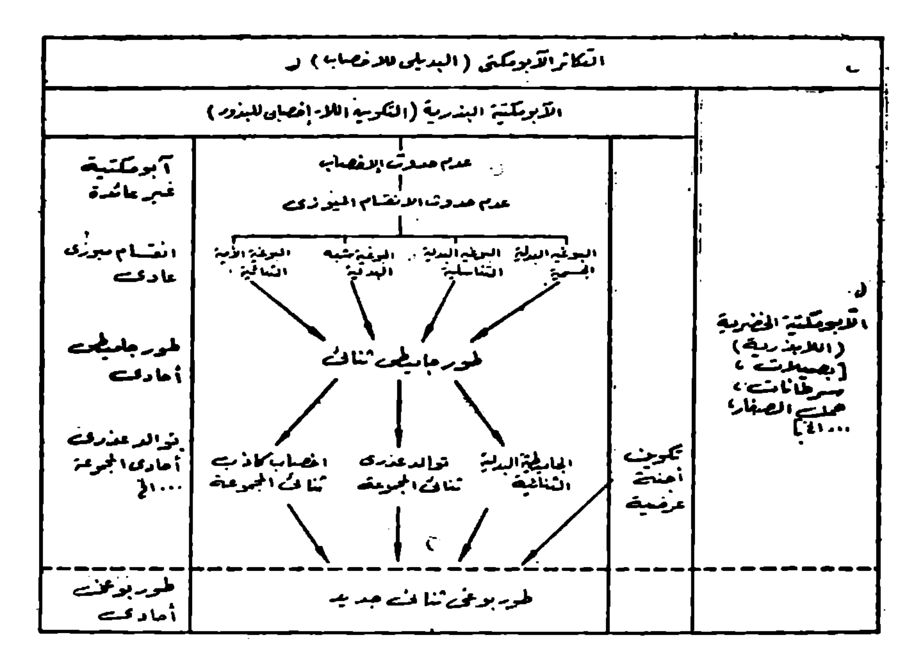
وجوه السلوك الآبومكتى (البديل للاخصاب) وقد بحث ستبنز (١٩٤١ ، ١٩٥٠) وفاجرلند (١٩٤٠) وجوستافسون (١٩٤٦ و ١٩٤٧ أ و ب ١٩٤٨) ونيجرين (١٩٥٤) باستفاضة كلا من التكاثر الآبومكتى والتكاثر العذرى فى المملكة النباتية كما بحثهما هوايت (١٩٥٤) وسواماليين (١٩٥٠) فى المملكة الحيوانية ٠

ففى التكاثر الجنسى الطبيعى تعوض عملية الاخصاب اختزال العدد الكروموسومى الذى ينتج عن الانقسام الميوزى وينتهى بتكوين الجاميطات الأحادية المجموعة ٠ ولهذا فان تبادل الطوارين ، الأحادى والثنائى المجموعة ، ناحية ضرورية فى الكائنات الجنسية ٠ وعلى ذلك لابد من أن تحتوى الدورة الابومكتية أو العذرية العاملة على بديل مناسب لكل من الانقسام الميوزى والاخصاب ٠ وأن يكون كل من هذين البديلين متوافقا مع الآخر ٠ ويمكن بحث الكيفية التى يتحقق بها ذلك عن طريق دراسة العمليات المختلفة التى تحدث فى كل من النباتات والحيوانات ٠

التكاثر الآبومكتى (البديل للإخصاب) فى النباتات

يعتبر بناء وتكوين النباتات أبسط نسبيا عند مقارنته ببناء وتركيب الحيوانات ٠ كما أن مقدرة النبات على انتاج فرد كامل من بعض أجزائه ـ كاستعمال الساق أو الجذر أو العقل الورقية للتكاثر ـ توفر وسيلة اضافية للتكاثر اللاجنسى لا تتهيأ عادة لأى من الحيوانات فيما عدا أكثرها أولية مثل الاسفنجيات أو بعض الجوفمعويات المعينة أو بعض الديدان المفلطحة ٠ ولهذا فان التكاثر الآبومكتى له طرازان رئيسيان : التكاثر الخضرى والتكوين اللا اخصابى للبذور (الآبومكتية البذرية) (شكل ١٧ ـ ١) ٠

والتكاثر الخضرى موجود فى أنواع نباتية كثيرة كعملية اضافية للتكاثر الى جانب التكوين الطبيعى للبذور عن طريق الوسائل الجنسية ٠ ولكن ستبنز أشار الى أن هذا الطراز من التكاثر اللاجنسى لا يعتبر عادة من صور التكاثر الآبومكتى (البديل للاخصاب) الا اذا كان هو الوسيلة الوحيدة للتكاثر ٠ وعلى ذلك لا يمكن اعتبار الشليك من النباتات الآبومكتية (ذات التكاثر البديل للاخصاب) لمجرد أنه يعطى أفراد جديدة عن طريق تكوين ونمو المدادات حيث ان الانقسام الميوزى والاخصاب وتكوين البذور ما زالت عمليات تأخذ مجراها العادى فى هذا النبات ٠



شكل ١٧ ـ ١ : تمثيل تخطيطى للعلاقات بين الأنظمة المختلفة للتكاثر الابومكتى (البديل للاخصاب) ٠

ولكن يعتبر نبات « الوديا كانادنسيس » من النباتات ذات التكاثر الآبومكتى الاختيارى حيث ان وسيلته الوحيدة للتكاثر عند خطوط العرض الشمالية هى التكاثر اللاجنسى والخضرى بينما يمكنه فى ظروف أكثر دفئا أن يزهر وأن يعطى ثمارا بحالة طبيعية ، فى نفس الوقت الذى يمكنه أيضا أن يتكاثر خضريا ٠ الا أننا نجد أن النباتات ذات التكاثر الخضرى البديل للاخصاب (الآبومكتية الخضريه اللابذرية) الأخرى ، وقد تحولت رؤوسها الزهرية الى مصدر لعضيات خضرية تحل أساسا محل الأزهار ٠ وتتمتع بعض أنواع الآليوم البرية بمثل هذا النظام من التكاثر ويمكن أن يعزى نجاحها كأنواع غازية ، غالبا الى قدرتها على انتاج صغار لها على نفس النبات فى أعداد كبيرة ٠ وهناك عدد من النباتات النجيلية وكذلك عدد من الأنواع من ذات الفلقتين تنتج الصغار على النباتات ، ولكن بينما نجد البعض منها آبومكتى جبرى تماما أو تقريبا كذلك ، بمعنى أن هذه هى وسيلتها الوحيدة فى التكاثر ، فان البعض الأخر قد يزهر أحيانا ويعطى بذورا عن طريق العمليات الطبيعية ٠

غير أن كلوسن (١٩٥٤) يعتبر أنه لا يوجد الا عدد قليل جدا من الأنواع النباتية الاجبارية الآبومكتية • ويؤكد أن التوازن بين الآبومكتية والجنسية دقيق حساس محكوم بالترتيب الجينى والبيئة • ويبدو أنه يحتفظ بالتوازن عن طريق تفارق زمنى، يرجح تحت بعض الظروف التكوين المبكر للجنين الآبومكتى ، ويرجح تحت ظروف أخرى تكوين الجنين الجنسى •

ويتم انتاج البذور الآبومكتية بمختلف الوسائل ، ويطلق عليها جملة المصطلح «التكوين اللااخصابى للبذرة» • ففى أحد الطرز وهو « تكوين الأجنة العرضية » تلغى المرحلة العادية للطور الجاميطى من دورة التكوين وينشأ الجنين المتكون من احدى خلايا النسيج البوغى الثنائى للبويضة • وقد تكون هذه الخلية من النيوسيلة أو من غلاف البذرة مما ينتج عنه أن تكون الوراثة أمية حتما ، حيث ان النسل يكون تماما بنفس الطابع الكروموسومى والتركيب الجينى للأم • ويعتبر الجنس « سترس » (الموالح) مثلا لاحدى الصور التى تتكاثر بهذه الوسيلة • وقد أشار ستبنز الى أن هذه الظاهرة ، لأسباب غير معروفة ، أكثر ماتتميز بها الأنواع المتوطنة فى الأجواء الدافئة •

وقد احتفظ كثير من الأنواع الآبومكتية بما يشابه تبادل الأطوار (البوغى ـ الجاميطى ـ البوغى) ولكن مع حذف الانقسام الميوزى والاخصاب كخطوتين عاملتين فى عملية تكوين الجنين • ويشار الى هذا الطراز « بالآبومكتية ذات الطور الجاميطى» حيث يتكون فيه طور جاميطى • ويستعمل فى تكوينه اما خلايا جسمية واما خلايا بوغية أمية • والأخيرة هى الخلايا التى يجرى بها فى الظروف العادية الانقسام الميوزى الاختزالى لتكوين كيس جنينى أحادى المجموعة • أما اذا تضمنت العملية خلايا جسمية « البوغية البدلية (آبوسبورى) » فان هذه الخلايا تكون عادة من أصل نيوسيلى أو غلافى ، ويتكون منها مباشرة عن طريق سلسلة من الانقسامات الخلوية كيس جنينى ثنائى المجموعة • ولا تعرف طبيعة التنبيه (التحفيز) الذى يتسبب فى هذه النشأة • أما اذا كانت الخلايا من أصل بوغى أمى « البوغية الأمية الثنائية (ديبلوسورى) » فان العمليات الميوزية تكون غائبة أو غير مجدية وبذلك فان تكوين طور جاميطى ثنائى المجموعة يبقى •

وتتفاوت تماما الطرق التى يمكن بها تحاشى نتائج الانقسام الميوزى ولكن النتيجة أساسا واحدة • فبمجرد تكوين الكيس الجنينى بمحتواه المعتاد

من النويات قد ينشأ الجنين عن طريق الانقسام الخلوى من خلية البيضة « تكاثر عذرى » . أو من احدى الخلايا الأخرى الباقية فى الكيس الجنينى « الجاميطية البدلية (آبوجامتى) » · والتكاثر العذرى أكثر هذه الطرق شيوعا فى تكوين الجنين فى النباتات المغطاة البذور . كما أن الجاميطية البدلية (آبوجامتى) هى أكثرها شيوعا فى الفرنات (على أنه فى هذه الحالة تكون هذه الخلية هى احدى الخلايا الأركيجونية وليست خلية من خلايا الكيس الجنينى) وكقاعدة عامة نجد أن هذه النباتات الآبومكتية «كاذبة الاخصاب» حيث ان تكوين الجنين لا يبدأ الا اذا حدث التلقيح · ويختلف دور التلقيح فى الصور المختلفة ففى « آليوم أودوروم » مثلا قد تبدأ خلية البيضة الانقسام قبل التلقيح ولكن لا يتبع ذلك تكوين الاندوسبرم الا بعد اتحاد النواة الاسبرمية بنواة الاندماج · فمن اللازم اذا أن يحدث اخصاب جزئى · وفى بعض أنواع جنس « رانانكيولص (الشقيق) » من جهة أخرى نجد أن اخصاب الاندوسبرم ليس من الظواهر الضرورية فقد يبدأ تكوين كل من الجنين والاندوسبرم قبل ان تتفتح الزهرة أو أن يكون الميسم مستعدا لاستقبال حبوب اللقاح ·

وتتفاوت طبيعة الاضطرابات الميوزية فى الأنواع الآبومكتية . وقد توجد فى الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة وكذلك فى الخلايا الأمية للأبواغ الكبيرة · وقد يضمحل النسيج البوغى المولد أو قد يفتقر الانقسام الميوزى الى التزاوج الكروموسومى ويقارب فى طبيعته ما يشبه الانقسام الميتوزى أو قد يكون هناك بعض الاضطرابات الأخرى التى تتداخل مع التوافق الزمنى للخطوات التى تؤلف فى مجموعها العملية الميوزية · وفى بعض الأنواع قد تجرى العمليات الجنسية والآبومكتية جنبا الى جنب فى نفس المبيض أو فى نفس الفرد « فستوكا أوفينا » (فى النباتات الآبومكتية الاختيارية وليس فى الجبرية) · وفى أنواع أخرى قد تكون عملية تكوين الأبواغ الصغيرة طبيعية فى أساسها · بينما تكون عملية تكوين الأبواغ الكبيرة غير طبيعية « كالاماجروستس لابونيكا » فى حين أن العكس من ذلك هو الصحيح فى النوع القريب « ك · كاليبيا » (نيجرن ١٩٤٦) ويعطى جدول ١٧ ـ ١ قائمة بأنواع تظهر طرزا مختلفة من التكاثر الآبومكتى ·

جدول ١٧ ــ ١ طرز من التكاثر الآبومكتى فى مغطاة البذور والسرخسيات مع أجناس ممثلة لكل منها · عن ستبنز (١٩٤١ و ١٩٥٠) ومانتون (١٩٥٢)

طراز التكاثر الآبومكتى	طراز التكاثر الآبومكتى
١ ــ التكاثر الآبومكتى الخضرى	فستوكا ، بوا ، دسكامبسيا ، آليوم ، بوليجونوم ، ساكسيفروجا ، آجاف ·
٢ ــ الأجنة العرضية	سترس ، يوفوربيا ، أوكنا ، أوبنتيا ، هوستا ، آليوم سبيراتيس ، مانجيفرا ·
٣ ــ أيوسبورى (البوغية البدلية الجسمية)	درايوبتريس ، سيرتوميوم ، بتريس اسبيلنيوم ، وبليامن بين الفرنات · وبوتنتيلا روباص ، بوا ، مالاص ، سورباص، هيراسيوم ، كريباص من بين مغطاة البذور·
٤ ــ ديبلوسبورى (البوغية الأمية الثنائية) ·	هيراسيوم ، تاراكساكوم ، انتناريا ، كالاماجروستس ، كوندريللا ، اريجيرون ·

وباجراء احصاء للأنواع الآبومكتية يتضح أن الأغلبية العظمى منها ذات نشأة هجينية ومتعددة المجموعات · غير أن ما يتوافر لنا الآن من أدلة يشير الى أن أيا من التهجين أو التعدد المجموعى لا يمكن أن يحدث الحالة الآبومكتية مباشرة ولو أن كليهما قد يسهم فى اظهارها بمعنى أنهما قد يساعدان فى احداث الظروف التى تشجع على ظهورها · والواقع أن التكاثر الآبومكتى قد يختفى فى الهجن نفسها ليظهر ثانية فى الانعزالات التالية (جوستافسون ١٩٤٢) ·

وتشير تجارب التربية الى وجود أساس وراثى للتكاثر الآبومكتى ·لتلقيح بين النوع « آليوم كاريناتم » الشديد الآبومكتية والذى تحل فيه البصيلات محل الأزهار وبين النوع الجنسى « اليوم بولتشيلوم » يبين أن ظهور الآبومكتية يحكمه جين واحد سائد · ولكن يبدو من ناحية أخرى أن هذه الحالة استثنائية حيث قد دلت تجارب مستفيضة أخرى ، أجريت فى أجناس بارثينيوم وبوا وبوتنتيللا على أن التكاثر الجنسى بوجه عام سائد على التكاثر الآبومكتى وأن السلوك الآبومكتى محكوم رئيسيا بتوازن بين سلسلة من العوامل الوراثية · وعلى هذا فان النسل الهجين الناتج من تلقيح بين نوع جنسى عالى التعدد المجموعى وبين نوع آبومكتى منخفض التعدد المجموعى يكون دائما تقريبا جنسيا

فى سلوكه التكاثرى • وقد وجد نفس الحال عندما لقحت أفراد ثنائية المجموعة جنسية وآبومكتية كل منها بالآخر • غير أنه عند تلقيح صور آبومكتية عالية التعدد المجموعي مع صور جنسية منخفضة التعدد المجموعى ، فان النسـل بصفة عامة كان آبومكتيا • وتشير هذه النتائج الى وجود كثير من الجينات المتنحية فى الصور التى استتب فيها التكاثر الآبومكتى ، وأن التنسيق بين عمل كل منها ضرورى للتعبير الكامل للحالة الآبومكتية •

وتوضح الظـروف الوراثية الموجودة فى نبات الجـوايولى (بارثينيوم ارجنتاتم) هذه النقطة (باورز ١٩٤٥) ، فمعظم الصور العديدة المجموعة من الجوايولى آبومكتية فى حين أن الصور الثنائية المجموعة جنسية التكاثر • غير أنه يوجد أحيانا بعض متعددات المجموعة جنسية أيضا • وقد بينت تجارب التربية أنه توجد ثلاثة أزواج من الجينات تحدد السلوك الوراثى للنباتات المفردة. فهناك جين متنح (a) يؤدى عند وجوده فى الحالة الأصيلة الى تكوين بيضات غير مختزلة ، وجين آخر (b) يمنع الاخصاب ، وثالث (c) يجعل البيضات تبدأ نموها دون اخصاب . فالنباتات التى بالتكوين الوراثى aa BB CC تكون بيضات غير مختزله ولكن لا يمكن لهذه أن تنمو آبومكتيا ، فالاخصاب ضرورى فى هذه الحالة ويتسبب عند حدوثه فى ارتفاع درجة التعدد المجموعى • والنباتات التى بالتركيب AA bb CC تعطى بيضات مختزلة ولكن لا تتكون أجنة بسبب امتناع حدوث الاخصاب • أما التى بالتركيب الجينى AA BB cc فهى ذات سلوك جنسى عادى حيث ان c c ليس لهما تأثير فى وجود A و B لأن البيضات تكون مختزلة والاخصاب يتم • فالنباتات الآبومكتية التكاثر هى فقط التى تكون بالتركيب الوراثى aa bb cc وعلى ذلك فان عشيرة مكونة من تراكيب جينية مختلطة لابد أن يحدث بها الانعزال • ومن الممكن أن تعطى نباتات جنسية تماما نسلا آبومكتى التكاثر • كما أن التعدد المجموعى سيعمل مع تزايد درجاته على تقوية الأساس الوراثى الذى يحكم التكاثر الآبومكتى •

ويبدو أن التحكم الوراثى فى التكاثر الآبومكتى فى جنسى بوا وبوتنتيلا أكثر تعقيدا منه فى جنس بارثينيوم حيث لاتقع انعزالات مميزة وحيدة العامل• فاذا عرف أن التعبير الكامل للحالة الآبومكتية الجبرية يتضمن العمل المتناسق لعدة ظاهرات ليس من الضرورى أن تكون مرتبطة النشأة ــ مثلا ، كبت الانقسام الميوزى فى المتك أو المبايض أو فيهما معا أو كبت الاخصاب أو تنبيه البيضة أو الاندوسبيرم لبدء التكوين ــ فليس هناك داع للدهشة فى أن يكون للتكاثر

الآبومكتى أساس وراثى عديد الجينات المتنحية ، باستثناء الحالات المتناهية البساطة • وكذلك فان العوامل السائدة التى تحدث هذه التأثيرات تكون ضارة الا اذا نشأت جميعها فى نفس الوقت لارساء التكاثر الآبومكتى فجأة • أما اذا كانت هذه العوامل متنحية فانه يمكنها البقاء فى العشيرة دون ضرر الى أن تتجمع ويظهر التركيب الجينى المتنحى المناسب •

وقد قام كل من ستبنز وجوستافسون بتقييم علاقة التهجين والتعدد المجموعي بظاهرة الآبومكتية • ويبدو أن التهجين يشجع التكاثر الآبومكتى بطريق غير مباشر من ناحيتين • فمن الناحية الأولى يعتبر التهجين أعظم الطرق المرضية لجمع الطرز الجينية المتباينه التى قد تحوى عن طريق المصادفة التوفيق المناسب من العوامل التى تؤسس التوالد الآبومكتى • ولا بد أن يكون تحقيق ذلك من أعمال المصادفة حيث ان عديدا من التلقيحات بين الأنواع الشديدة القرابة لصور أخرى آبومكتية لم تنتج مطلقا هجنا آبومكتية ، وبذلك لم تترك الا قليلا من الشك فى أن التهجين لم يكن الا وسيلة الى غاية وليس سببا مباشرا فى ايجاد الآبومكتية . ويقترح ستبنز أيضا أن تأثيرات قوة الهجين التى توجد عادة فى الهجن تسمح لها بامتداد نطاق مواطنها البيئية الى مدى أوسع من القائم للأنواع الأبوية ، وأن التكاثر الآبومكتى يميل الى الاحتفاظ بمثل هذه التراكيب الجينية الموائمة عن طريق الوراثة الأمية • وعلى هذا يكون التكاثر الآبومكتى الاختيارى وسيلة تسمح من ناحية بانتاج واسع النطاق لبـذور متماثلة فى التركيب الجينى بينما هو من ناحية أخرى يحتفظ بمستودع من التباين الكامن الذى يمكن اطلاقه فيما بعد عن طريق التكوين الجنسى للبذور (كلوسنن ١٩٥٤) •

وما نعرفه من أن الأجناس التى تحوى أنواعا ثنائية المجموعة وأنواعا عديدة المجموعة قد يظهر بها أن الأولى جنسية التكاثر والثانية آبومكتية ، قد يشير الى أن التعدد المجموعى مسئول مباشرة عن الحالة الآبومكتية . الا أن المدى الكامل لطيف الأحداث الآبومكتية معروف بين الأنواع الثنائية كمعرفتنا له بين الأنواع العديدة المجموعة مما يدل على أنه لا يمكن اعتبار التعدد المجموعى فى ذاته مسئولا عن هذه الحالة • والى جانب هذا فان كثيرا من سلاسل متعددات المجموعات من النباتات ، سواء منها الطبيعية الوجود أو المستحدثة صناعيا ، تحتفظ بطبيعتها الجنسية على جميع مستويات التعدد المجموعى ، وتعتبر دليلا ضد الرأى القائل بوجود تأثيرات مباشرة للتعدد المجموعى •

ويتطلب انتشار التعدد المجموعي فى الأنواع الآبومكتية ـ وهذا صحيح فى الفرنات وكذلك فى مغطاة البذور (مانتون ١٩٥٢) ـ تفسيرا ، وأكثر الاستخلاصات قبولا هو الذى قدمه جوستافسون الذى يدفع بأنه بينما يمكن استحداث التكاثر الآبومكتى على المستوى الثنائى للمجموعة اذا تهيأت التوافيق الجينية المناسبة فان تأثير هـذه الجينات يكون أقوى على المستوى العـديد المجموعات منه على المستوى الثنائى لها · ونجد فى تجارب التربية ما يؤيد هذا الرأى ، ففى بوتنتيلا وبوا نجد أن التلقيحات بين الأنواع الثنائية المجموعة أو ذات الأعداد الكروموسومية المنخفضة ، والتى ينتشر بها التكاثر الآبومكتى ورغم ذلك يمكنها التكاثر جنسيا بدرجة محدودة ، نجدها تعطى نسلا يحوى نسبة كبيرة من الأفراد الجنسية التكاثر ، فى حين أنه من الجهة الأخرى تعطى التلقيحات بين الصور الآبومكتية المتعددة المجموعات نسـلا معظم أفراده آبومكتية التكاثر · ومع ذلك فهناك خطر عند التوسع فى تطبيـق قاعـدة جوستافسون هذه ، اذ أن هناك كثيرا من سلاسل متعددات المجموعات فى كلتا الفرنات ومغطاة البذور لا يمكن تفسير حالاتها على هذا النحو ·

ولذلك فانه يبدو أن التهجين والتعدد المجموعى مرتبطان ارتباطا وثيقا ويسيران معا وفى نفس الوقت مع التكاثر الآبومكتى ولكن العلاقات بينها لم تتكشف بوضوح ولم تفهم بعد · وانه لمن المحتمل أن التعدد المجموعى يزحزح التفارق الزمنى بين التكوين الآبومكتى للبذرة وبين التكوين الجنسى لها فى الاتجاه الآبومكتى · ولكن هذا يفتقر الى اثبات ·

ويشكل التكاثر الآبومكتى من وجهة النظر التطورية مشكلة معقدة بالغة الصعوبة ومع ميل التهجين والتعدد المجموعى والتكاثر الآبومكتى جميعا الى اضفاء الغموض وخلط الفروق الواضحة التى تقوم بين الأنواع فان علماء التقسيم يواجهون مشكلة تكاد تكون غير قابلة للحل الا حيث تتوافر بيانات سيتولوجية تساعد على حلها · وهذا على وجه خاص صحيح لأن الأنواع الآبومكتية ، رغم شيوع الوراثة الأمية بها ، عديدة المظاهر الى درجة كبيرة بسبب نجاح التكاثر الجنسى بها من وقت لآخر · وكثير من الأفراد الناتجة من التكاثر الجنسى ضعيف (كلوسن ١٩٥٤) · ولكن كل ناشز صغير بالرغم مما يستند اليه من محتوى جينى أوكروموسومى شاذ فانه يمتلك الامكانيات اللازمة للاحتفاظ ببقائه الأمر الذى يؤدى الى تكوين ما يعرف بالمركبات اللاتزاوجية وتوجد هذه المركبـات فى أجناس مثـل كريباص وتاراكساكم وهيراسيوم

ورروباص وبوتنتيلا وبوا وبارثينيوم وجميعها معروفة بأنها من المجموعات الصعبة فى تقسيمها ٠

ويمكن دراسة تكوين ومنشأ المركبات اللاتزاوجية أحسن دراسة فى الأنواع الأمريكية الشمالية لجنس الكريباص (بابكوك وستبنز ١٩٣٨ وستبنز وبابكوك ١٩٣٩ وبابكوك ١٩٤٧ و ستبنز ١٩٥٠) ٠ والعدد الأساسى للكروموسومات فى هذه الأنواع وعددها ثمانية هو ١١ (٢ ن = ٢٢) ٠ ويمكن اعتبارها من الصور التى تتكاثر جنسيا والتى يحتمل أن تكون قد نشأت قديما كمتعددات خلطية المجموعات من أنواع أسيوية بالعددين ٤ و ٧ كعدد أساسى للكروموسومات ٠ ويتلخص سلوكها الحاضر فى أنها تتكاثر طبيعيا كأنواع جنسية ثنائية المجموعة وقد أعطت جميعا باستثناء ك ٠ رونسيناتا ، سلاسل من الصور الآبومكتية المتعددة المجموعات ذات أعداد ٢ ن = ٣٣ و ٤٤ و ٥٥ و ٠٠٠٠٠ و ٨٨ وكما هو مبين فى شكل ١٧ ــ ٢ نجد أن توزيع الأنواع السبعة الثنائيه ، فيما عدا ك ٠ آكيوميناتا (المساحة رقم ١ فى الشكل ١٧ ــ ٢) محدود تماما اذا ما قورن بتوزيع الصور المتعددة المجموعات ٠ هذا الى أن الصور الثنائية تختلف كل منها عن الأخرى مورفولوجيا وبيئيا فلا يوجد نوعان منها جنبا الى جنب فى نفس الموطن البيئى ٠

أما الصور الآبومكتية المتعددة المجموعات فهى فى الناحية الأخرى تظهر جميع الدرجات من التباين المورفولوجى والتفضيل البيئى ، دون حيازتها أى صفات جديدة تميزها عن الصور الثنائية المجموعة ، ولذلك يبدو أن مركب الصور المتعددة المجموعات يتكون من أفراد تجمع خصائص الصور المختلفة الثنائية المجموعة وهى توافيق تنشأ عن التهجين بين الأنواع وعن كلا ضربى التعدد المجموعى الذاتى والخلطى ٠ ففى نفس الوقت الذى يبدو أن بعض متعددات المجموعات مجرد اصدارات أكبر من صور ثنائية معينة ، ويمكن أن نخص التعدد المجموعى الذاتى كتفسير لنشأتها ، فاننا مع ذلك نجد أن البعض الآخر قد نشأ نتيجة التهجين متبوعا بالتعدد المجموعى ٠ وتدل بعض توافيق للصفات الموجودة فى الصور الثنائية على أن أكثر من اثنين منها قد أسهمت الى بعض الأفراد بجينات منها ٠ كما أن بعض النباتات يعطى أحيانا نسلا عن طريق التكاثر الجنسى وتهيىء بذلك وسيلة لاستمرار الانعزال والتهجين ٠ ويستمر هذان الحدثان الأخيران فى تموين التعدد المظهرى فى المركب بينما يؤمن التكاثر الآبومكتى استمرار بقاء أية سلالة متوائمة بيئيا ٠



شكل ١٧ ـ ٢ : مساحات توزيع الصور الجنسية الثنائية المجموعة من الكريباص فى غرب أمريكا الشمالية ومساحات توزيع الصور الآبومكتية العديدة المجموعات المشتقة منها ٠

ومن الوجهة التركيبية يتركز المركب اللاتزاوجى لجنس الكريباص على سبع دعائم هى الأنواع الثنائية السبعة المميزة ٠ أما من حيث عدد الأفراد فان الأنواع السبعة لا تؤلف الا جزءا صغيرا من المجموع الكلى للعشيرة ٠ ويرجع أصل نشأة الكيان المديد المنتشر والمليىء بالغموض تقسيميا الى التهجين والتعدد المجموعى مع وجود الآبومكتية التى تسمح بالتكاثر المتصل لكل من الصور الخصبة والعقيمة على السواء ٠ كما يسمح تكوين البذور الجنسية من وقت لآخر بانعزال واعادة اتحاد الجينات ليزيد من اتساع التعدد المستفيض للمظاهر ٠ وقد تعدت الصور الآبومكتية العديدة المجموعات فى انتشارها المدى المحدود للصور الثنائية المجموعة وذلك بسبب التحمل الايكولوجى الواسع المدى الذى تتمتع به نتيجة لمجموعة من الخصائص الفسيولوجية الموجودة فى الصور الثنائية ٠ ومع ذلك فان كل صورة آبومكتية تميل الى تكوين مستعمرة خاصة مؤلفة من أفـراد صنوية تختلف عن أفـراد المستعمرات المجاورة ٠ ومع حدوث

التلقيح الخلطي بين الصور الجنسية التى تنشأ من وقت لآخر تنبثق فورات جديدة من التباين وكقاعدة تعتبر الحالة الوراثية الخليطة من خصائص الصور الآبومكتية العديدة المجموعة ·

والطابع التطورى الموجود فى المركب اللاتزاوجي لجنس الكريباص نصادفه في مجموعات أخرى ، غير أنه يتضح بعض الفروق الصغيرة · ففى جنس تاراكساكم يؤلف اثنا عشر نوعا أو أكثر أساس المركب · ونفس الحال صحيح فى جنس التناريا · الا أنه لا يوجد غير نوعين ثنائيى المجموعة (٢ن = ١٨) من جنس بارثينيوم يسهمان فى تكوين مركب يقتصر على مساحة صحراويه واحدة فى غرب الولايات المتحدة ، ولكن الأعداد الكروموسومية الجسمية لمتعددات المجموعات تصل الى ١٤٤ · ويبدو أن التعدد المجموعى الذاتى هو المهم فى هذا الجنس وليس التعدد الخلطي ، حيث ان مدى تغير الصفات المورفولوجية يكون سلسلتين تتجمعان حول النوعين الثنائيين للمجموعة · ونصادف تباينات أوسع فى أجناس روباص وبو تنتيلا وبوا وتتوقف هذه الفروق على عـدد الأنواع الجنسية الثنائية المجموعة التى تسهم فى تكوين المركب ، وعلى درجة التعدد المجموعي التى وصل اليها المركب ، وعلى مقدار التهجين الذى يحدث بين الصور العديدة المجموعات ، وعلى مقدار الآبومكتية الاختيارية الموجودة فى المركب بمقارنتها مع الآبومكتية الاجبارية ·

ومن الواضح تماما أنه لا يمكن تطبيق العقيـدة عن النـوع بدقـة مع هذه الصور الآبومكتية · بيد أنه لا يقل عن ذلك خطأ أن نعتبرها ضمن نوع واحد ، وقد أطلق على مثل هذه المجموعات المصطلحان « نوع لا تزاوجى » أو «حلقة الأنواع الصغيرة» مع قصر تسمية النوع على الصور الثنائية المجموعةالتى تتزاوج جنسيا والمميزة مورفولوجيا · ولكن لا يتيسر ادراك أن مثل هذه المجموعة المعقدة تقسيميا يؤلف وحدة تطورية واحدة الا اذا عرفت هذه العلاقات ·

ويمكن هنا أن نقول كلمة أخيرة فيما يتعلق بالمركبات اللاتزاوجية والتوزيع النباتى الجغرافى ، فالموقف فى الكريباص ، حيث تعرف الأنواع الثنائية المجموعة وحيث يمكن الى درجة معقولة تحديد الكيفية التى اشتقت بهـا الصور الآبومكتية العديدة المجموعات ، يسمح بتعيين مراكز النشأة ومسارات الانتشار · أما حيث تختفى الأنواع الثنائية بسبب اندثارها ، كما يبدو الى

حد معين أنه الحال في جنس روباص ، فان أمثال هذه التقديرات تكون أكثر صعوبة ٠ ولكن وجود المركبات اللاتزاوجية فى المناطق القطبية الشمالية وتحت القطبية الجنوبية (تاراكساكم وانتيناريا) مع وجود أسلافها المحتملة الثنائية المجموعة فى المناطق المعتدلة وتحت القطبية الشمالية تمكن الانسان مـن استخدام الصور الآبومكتية ككواشف للهجرة الفلورية ٠ والدراسات الحديثة للصور الآبومكتية تجعل هذا السبيل للبحث فى التوزيع الجغرافى للنبات مجديا وأكثر سهولة ٠

التـكاثر العذرى فى الحيوانات

ان وجود تبادل لطور بوغى ثنائى فى المجموعة مع طور جاميطى أحادى المجموعة فى النباتات يسمح بجعل السلوك فى التكاثر العذرى أوسع كثيرا فى مداه مما يمكن أن ينشأ أو أن تعرضه الحيوانات التى يتلو الاخصاب فيها الانقسام الميوزى مباشرة ٠ ونفس الحال صحيح أيضا فى التكاثر الآبومكتى الخضرى حيث نجد أن كل عضو فى النبات له الامكانيات الكامنة لأن يتحول الى عضى خضرى للتكاثر من نوع ما ٠ ولا يمكن أن يحدث التكاثر الخضرى بأية حال عن طريق مجموعات من الخلايا الا فى الفئات الحيوانية الأولية جدا ، أما التكاثر العذرى فهو ضرب من التكاثر منتشر بين الحيوانات التى تتكاثر جنسيا ٠ وقد يأخذ صورا عديدة وهو ، فيما عدا بعض المجموعات المعينة ، نادر ومتفرق الحدوث بينما لا يغيب طبيعيا الا فى الفقاريات وفى رتبتى الحشرات ، أودوناتا (الرعاشات) والهتروبترا (سواماليينن ١٩٥٠ ، هوايت ١٩٥٤) ٠ وليس من الضرورى هنا أن نميز بين جميع ضروب التكاثر العذرى، وسنقتصر على تناول التكاثر العذرى الأحادى المجموعة (آرهينوتوكى ، طبقا لتسمية هوايت) والتكاثر العذرى الثنائى المجموعة (ثيليتوكى) ٠

والتكاثر العذرى الأحادى المجموعة ضرب من التكاثر وهو أيضا وسيلة لتعيين الجنس فالبيضات المخصبة تنمو الى اناث ثنائية المجموعة والبيضات العذرية تنمو الى ذكور أحادية المجموعة ٠ ولقد نشأ التكاثر العذرى الأحادى المجموعة ، فى حدود معرفتنا ،ست أو سبع مرات مستقلة فى المملكة الحيوانية : فى الروتيفرا والآكارينا (الحلم) وفى أربع من رتب الحشرات ، الغشائية الأجنحة والمتشابهة الأجنحة والغمدية الأجنحة والهدبية الأجنحة ٠ وتعرض

جميع حشرات رتبة غشائية الأجنحة التكاثر العذرى الأحادى (آرهينوتوكى) وفى المتشابهة الأجنحة لا يظهر الا فى عدد قليل من أنواع الكوكسيدات (الحشرات القشرية والبق الدقيقى) والاليروديدات وفى الغمدية الأجنحة لا يعرف الا نوع واحد ميكرومالثص ديبيليس به ذكور أحادية بينما يعتقد فى وجود الظاهرة فى هدبية الأجنحة لمجرد أن الاناث العذارى (غير الملقحة) تعطى ذكورا أحادية المجموعة وقد أجريت أكثر الدراسات استفاضة فى كلتا الناحيتين السيتولوجية والوراثية على الأنواع المختلفة من غشائية الأجنحة ٠ والعرض التالى يستند معظمه الى هذه البيانات

وعملية تكوين البيضات فى هذه الصور طبيعية فى أساسها حيث ان التلاصق وتكوين الكيازمات (وفرضا العبور أيضا) والانقسام الاختزالى جميعها جزء منتظم من العملية الميوزية ولكن لما كانت الذكور أحادية المجموعة الكروموسومية فان عملية تكوين الاسبرمات بها لا يمكنها أن تتبع سبيلا طبيعيا للأحداث فتحنف عملية اختزال العدد الكروموسومى ٠ وقد وجدت عدة طرز مختلفة لعملية تكوين الاسبرمات ٠ ففى غالبية غشائية الأجنحة لا يكون الانقسام الأول فى العملية الميوزية طبيعياً فيتكون المغزل فى هذا الانقسام ويكون غالبا وحيد القطب ولكن لا تنقسم الكروموسومات ثم ينفصل جزء صغير سيتوبلازمى عديم النواة يلحقه البوار فى آخر الأمر بينما يجرى فى الجزء الأكبر ذى النواة انقسام ميتوزى يعطى اسبرمين عاملين ٠ وقد وجد أيضا هذا الطراز من عملية تكوين الاسبرمات فى الخنفساء ميكرومالثص كما أمكن بيان أنها تجرى أيضا فى الدبور هابروبراكون حتى فى الذكور الثنائيه المجموعة النادرة التى يوجد بها كروموسومات نظيرة يمكنها أن تتزاوج أثناء الانقسام الميوزى فهذا بلا شك نظام قديم غير محكوم بعدد الكروموسومات الموجودة بالنواة

وفى الدبور السيليونيدى تيلينومص فاريای يكون الانقسام الأول فى الخلايا الأمية للاسبرمات ميتوزيا فى طبيعته تنشأ منه خليتان أميتان ثانويتان للاسبرمات ويجرى بكل منهما انقسام ثان غير تام فلا ينفصل غير زر صغير عديم النواة من كل منهما

وفى الصور الأخرى لايحتاج الأمر حتى الى هذا التصنع من تقليد للانقسام الميوزى وتتالف عملية تكوين الاسبرمات من انقسام انشطارى واحد

شبيه بالميتوزى (فى الآكارينا وفى الحشرات الاليرونية فى متشابهة الأجنحة أما فى الكوكسيد ، ايسيريا بورتشيزى ، فلا تفترق كروموسومات الخلية الأمية للاسبرمات عن الكروموسومات الميتوزية الا فى أنها تكون على درجة أكبر من الانكماش ٠

وهناك بعض الأهمية لأن نبحث الأصل المحتمل لنشأة الحالة الأحادية المجموعة للذكور ونبحث كذلك نتائجها التطورية ٠ وهناك كل ما يدعو الى الاعتقاد بأن هذه الحالة قد نشأت مستقلة فى كل من المجموعات التى سبق ذكرها ، وأنها فى غمدية الأجنحة ومتشابهة الأجنحة ، على الأقل ، قد نشأت من أسلاف تحوى كروموسومات X أما فى الهابروبراكون وفى نحل العسل ، فان تعيين الجنس يعتمد على سلسلة من الأليلات المتعددة بحيث تؤدى الحالة الأصيلة الثنائية أو الأحادية الأليلات الى الذكورة والحالة الخليطة الى الأنوثة (هويتنج ١٩٤٣ ، ١٩٤٥) ٠ ومن أجل اشتقاق الحالة الأحادية المجموعة للذكور من نظـام سـلفى XO - XX ، يجب الاعتماد اما على اسـتبعاد أو تحوير كروموسومات الجنس وبناء نظام جديد للجنس يعتمد على عوامل وراثية (كما فى الهابروبراكون) ، واما على استبعاد الأوتوسومات والاحتفـاظ فقـط بكروموسومات الجنس ٠ والمعتقد ان السبيل الأول هو الذى اتبع للحصول على ذكور أحادية المجموعة فى الايسيريا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ ب) ويكشف اتجاه تطورى فى أنواع من الكوكسيدات المختلفة أن سلسلة من التغيرات المتوالية فى الذكور الثنائية المجموعة تسببت أولا فى حلول عدم التلاصق ثم تبعها عدم التوافق الزمنى فى عمل المجموعتين الأحاديتين من الكروموسومات ثم تفارق مستديم فى البكنوزية لمجموعة منها ثم كبت لتكوين الاسبرمات فى الخلية التى تحمل هذه المجموعة ، والنتيجة هى أن الكوكسيد الذكر يتوالد كفرد أحادى المجموعة فسيولوجيا ٠ وباستبعاد المجموعة البكنوزية وبازالة المانع من نمو البيضة غير المخصبة يؤول الأمر الى الحصول على ذكر أحادى المجموعة سيتولوجيا أيضا ٠

ومن ناحية أخرى يقترح هوايت (١٩٥٤) أن استبعاد الأوتوسومات يؤدى الى نظام وراثى متعدد الكروموسومات X ولكنه لا يحوى كروموسومات Y أو أتوسومات ٠ الا أنه لا يمكن ، فى الوقت الحاضر ، اثبات صحة أى من النظامين ولذلك فان نشأة الحالة الأحادية المجموعة للذكر ستظل محاطة بالشك ٠

ويدل وجود الذكور الأحادية المجموعة ، بالفهم التطورى ، على أن كل طفرة تتعرض مباشرة الى الانتخاب الطبيعى وأن المرء يتوقع أن العشائر الطبيعية لهذه الكائنات يجب أن تعرض درجة أعلى من النقاوة والتماثل وعددا أقل كثيرا من المميتات عن مثيلاتها من الأنواع الثنائية المجموعة · وفى الحقيقة يمكن للمرء أن يقارن الكروموسوم X فى أنواع الدروسوفلا مع كامل المجموعة الكروموسومية فى ذكر أحادى المجموعة حيث ان كلا منهما معرض للانتخاب الطبيعى أثناء وجوده فى حالة مجردة من الحماية · ومع أنه لم تجر للآن دراسات وراثية على العشائر الطبيعية للذكور الأحادية المجموعة ، فانه تبين أن كروموسومات X فى أنواع الدروسوفلا لا تحتوى على درجة من التبـاين الكامن على هيئة طفرات متنحية ، كالموجود فى الأوتوسومات التى تكون دائما فى الحالة الثنائية فى كل من الذكور والاناث ·

وعلى نقيض التكاثر العذرى الأحادى المجموعة الذى يؤدى الى تكوين ذكور أحادية المجموعة ، فان التكاثر العذرى الثنائى المجموعة يعطى فقط اناثا ثنائية المجموعة ناتجة من بيضات غير مخصبة · وهناك طرازان عامان يمكن تمييزهما : التكاثر العذرى الاجبارى أو الكامل حيث يكون هو الضرب الوحيد من التكاثر وحيث تتكون العشيرة كلية من اناث (قـد يوجد أحيانا ذكور ولكن وجودها ليس بالأمر الضرورى لاستمرار بقاء النوع) · والتكاثر العذرى غير الكامل أو الدورى حيث يتخلل جيل جنسى بعد كل جيل أو أكثر من التكاثر العذرى · ومن الواضح أن العواقب الوراثية لهذين الطرازين تختلف كل منها عن الأخرى تماما ·

والتكاثر العذرى الجبرى ، وفيه يتم النمو لبيضة غير مختزلة ، يمثل نظاما وراثيا مغلقا · فقد أزيل الانقسام الميوزى وامتنع تكوين توافيق جديدة بين الجينات ، وباستثناء بعض الطفرات النادرة التى قد يكون لها أثر ، فانالتغير التطورى قد تعطل · وتمثل هذه المجموعة من الكائنات ، من حيث الجوهر ، سلالة صنوية ذات تركيب جينى غير متغير ، ونتيجة لذلك فانها تكون تحت رحمة البيئة المتغيرة · والحقيقة فى أن غالبية الصور التى تعـرض التكـاثر العذرى الجبرى هى من متعددات المجموعات تشير الى أن هذه الكائنات مجهزة بتراكيب جينية ذات مرونة أعظم ، وتحمل بيئى أوسع ، من التى تملكها أسلافها الجنسية الثنائية المجموعة · ولكن اذا تصادف حدوث تغيرات بيئية شديدة داخل المدى الذى تنتشر فيه ، فانها لا تملك احتياطيا من التصنيف

مختزنا على هيئة جينات متنحية يمكنها عن طريق تكوين اتحادات وتوافيق جديدة انتاج نسل قادر على مواءمة الظروف الجديدة • غير أن صورا جبرية معينة يجرى بها الانقسام الميوزى العادى ورغم ذلك يستعاد العدد الجسمى المكروموسومات عن طريق الاندماج مع أحد الأجسام القطبية أو باندماج نواتين تفلجيتين . وفى هذه الأحوال يكون هناك احتمال أكبر للاختلاف المظهرى والوراثى • وحتى فى هذه الحالة تكون درجة الخلط التى عليها الأم محددة لمدى التصنيف • وبمجرد استتباب الحالة الأصيلة لأى جين فانه يجب أن يظل كذلك مع استثناء حدوث الطفرات • ولهذا فانه ليس من الغريب أن يكون وقوع الآبومكتية الجبرية فى المملكة الحيوانية نادرا ومتفرقا ولا تتميز به مجموعة بكاملها •

ومن ناحية أخرى ، يستغل التكاثر العذرى الدورى مزايا كل من طرازى التكاثر العذرى والجنسى • ولما كان التكاثر العذرى لا يستدعى تزاوجا فان كامل نشاطات حياة البلوغ تتحول الى التغذية والتكاثر وتكون هذه الكائنات ، ومنها المن مثلا ، شديدة التكاثر فى المواسم الدافئة من السنة • ولما كانت جميع الأفراد اناثا فان كلا منها مؤهل لانتاج النسل • وعندما تصبح الظروف البيئية غير مناسبة ، كحلول الجو البارد ، فان جيلا جنسيا يتخلل الدورة مع تكرارها حسبما تقتضى الظروف •

فيسير التعدد المجموعى جنبا الى جنب مع التكاثر العذرى الاجبارى اللاميوزى وذلك بالرغم من معرفة عدد من الصور العذرية التكاثر الثنائية المجموعة • وفى الحالات التى يختفى فيها الانقسام الميوزى يمكن أن تستتب بها أية درجة من التعدد المجموعى ، وكذلك بالتأكيد ، أى طراز من الشذوذ الذى لا يتداخل مع الانقسام الميتوزى ولا يؤثر على الحيوية • والظاهر أن المركبات اللاتزاوجية ، كالتى توجد فى النباتات ، لم تستتب فى الحيوانات مع امكان استثناء بعض الديدان الأرضية والسوس المعينة • هذا الى أنه من الممكن ، كما يقترح هوايت ، أن تكون حالات التكاثر العذرى الجبرى الموجودة حاليا حديثة النشأة نسبيا •

ومع أن التكاثر العذرى يوجد بصورة أو أخرى فى معظم القبائل الحيوانية فانه يمكن الاقتصار فى بحث التفاصيل على ارتيميا سالينا (القشريات) ، وتريكونيسكوس اليزابثى (متساويات الأرجل) ، سولينوبيا تريكترلا (حرشفية الأجنحة) ، والدبابير السينيبيدية والمن •

ويتمتع جنبرى الماء المالح بتوزيع واسع فى كل من العالمين الحديث والقديم ولكنه توزيع غير متصل حيث انه يقتصر بيئيا على المياه شديدة الملوحة كالتى توجد فى البحيرات الداخلية المالحة والملاحات • وقد سمح انفصال السلالات ، (والمفروض أنه لمدد طويلة جدا من الزمان) ، بحدوث بعض الاختلافات الموبرفولوجية ومع ذلك اتفق علماء التقسيم بوجه عام على اعتبار أن السلالات تابعة لنوع واحد • والصورة الجنسية الثنائية المجموعة (٢ن = ٤٢) هى أكثر السلالات انتشارا • ولا يبدأ البيض فى هذه السلالة التكوين الا بعد اخصابه • وقد أبلغ عن وجود سلالة جنسية رباعية المجموعة ولكن تعرف سلالات عذرية التكاثر ثنائية وثلاثية ورباعية وخماسية وثمانية وعشارية المجموعات وتتألف غالبا من اناث • ويجرى أكثر البحوث المركزة على هذه السلالات في منطقة فلسطين •

ويعرض السـلوك السيتولوجى فى السـلالات العذرية التكاثر بعض الاختلافات ، فالسلالة العـذرية التكاثر الثنائية المجموعة يجرى بها الانقسام الأول الميـوزى طبيعيـا فى البيضة فيتكـون بانتظام ٢١ وحدة تزاوجية ثنائية ، غير أن الانقسام الثانى يكون شاذا حتى انه لا يتم • ولكن مع حلول وقت التفلج يستعاد العدد الثنائى اما عن طريق اندماج الجسم القطبى بنواة البيضة غير المختزلة واما بمنع الانقسام الثانى وانقسام الكروموسومات ببساطة على نحو من الانقسام الميتوزى الداخلى • وفى السلالة الرباعية المجموعة لا يلاحظ تكوين وحدات تزاوجية أثناء الانقسام الأول ؛ ويتم انقسام واحد شبيه بالميتوزى يؤدى الى تكوين البيضة تنقسم فيه الكروموسومات الأربعة والثمانون الأحادية • ولا يعرف فى السلالات الأخرى سلوك البيضة أثناء النضج ، غير أن وجود بعض السلالات غير المكتملة مجموعيا فى فلسطين يشير الى وقوع شذوذ ميوزى • ومن العسير تفسير نشأة السلالات العذرية التكاثر الشاذة العدد الكروموسومى الا عن طريق فقد كروموسومى أثنـاء الانقسام الميوزى الشاذ • ولكن بمجرد تكوينـه يسمح التكاثر العـذرى باستمرار هذه الطرز الشاذة سيتولوجيا •

وتريكونيسكس اليزابثى حشرة جنسية ثنائية المجموعة (٢ن = ١٦) يقتصر وجودها على المناطق الجبلية الرطبة فى جنوب فرنسا . غير أنه يوجد صنف منها ، سولبز ، ثلاثى المجموعة وعذرى التكاثر معا ويجرى به انقسام واحد شبيه بالميتوزى يؤدى الى تكوين البيض • ولا يعيش هذا الصنف مع السلالة الثنائية فى موطن واحد ولكنه يوجد فى مناطق منعزلة أكثر جفافا على

البحر المتوسط لا توافق بيئيا السلالة الثنائية · ويمتد انتشاره أيضا في الشمال الى أن يصل الى جنوب السويد وفنلندا · وتوجد ذكور ثلاثية المجموعة بمعدل من ١ الى ٢ فى المائة ولكن لا يعرف شيء عن نشأتها · ويعتقد هوايت أن التكاثر العذرى سبق الحالة الثلاثية المجموعة فى التريكونيسكوس ، وأنه اذا كانت هناك صورة ثنائية عذرية التكاثر فهى اما أنها لم تكتشف واما أنها قد اندثرت · ويزيد الاعتقاد بصدق هذا الرأى المعرفة بوجود سلالات ثنائية المجموعة عذرية التكاثر فى جنس أرتيميا وسولينوبيا وكذلك فى بعض أنواع السوس المعينة والديدان الأرضية وبراغيث الماء والصراصير ·

وسولينوبيا تريكترلا فراشة سيكيدية لهاثلاث سلالات أوروبية : سلالة منها جنسية ثنائية المجموعة (٢ن = ٦٢) ، وسلالتان عذريتا التكاثر احداهما ثنائية المجموعة والثانية رباعية ، والمعتقد أنهما نشأت عن طريق التعدد المجموعى الذاتى · والسلوك الميوزى فى السلالات العذرية التكاثر طبيعى ويعطى بيضا مختزلا يبدأ النمو دون اخصاب ، وبعد تكوين أربع نويات تفلجية تتحد النويات فى أزواج لتستعيد العدد الجسمى من الكروموسومات · ويمكن أن تتزاوج الذكور الجنسية الثنائية المجموعة مع الاناث العذرية التكاثر لتعطى نسلا ، ويكون معظم هذا النسل اناثا اذا كانت الأم عذرية التكاثر ثنائية ، ولكنه يكون بينى الجنسى ثلاثى المجموعة اذا كانت الأم رباعية ، حيث ان الاسبرم يتحد مع البيضة المختزلة قبل الاندماج التفلجى المعتاد · والظاهر أن الحالة البينية للجنس ترجع الى الحقيقة فى أن الاناث فى حرشفية الأجنحة مختلفة الجاميطات ، وعلى هذا يكون بثلاثى المجموعة XXY تتوازن ضد ثلاث مجموعات أوتوسومية ·

ولتوزيع سولينوبيا تريكترلا بعض الأهمية ، فتوزيع السلالة الجنسية الثنائية المجموعة ضيق ويقتصر على المناطق الألبية السويسرية والألمانية المجاورة التى لم تتجمد خلال العصر الثلجى الدافىء · وتوجد السلالة العذرية التكاثر الثنائية مع السابقة فى هذه المناطق ولكنها الى جانب ذلك قد مدت انتشارها نوعا ما ليشمل المناطق المجاورة التى تجمدت · أما السلالة العذرية التكاثر الرباعية فيزداد انتشارها اتساعا فيمتد شمالا الى جنوب السويد ويغطى أوروبا الوسطى بصفة عامة وتقع حدوده الشرقية فى رومانيا ·

وكما أشرنا سابقا فان التكاثر العذرى الدورى يستغل الخاصيتين اللتين

يتمتع بهما عموما الكائن العذرى التكاثر وهما سرعة النمو ووفرة التكاثر ، وفى نفس الوقت يحتفظ بالمزايا الوراثية للتكاثر الجنسى • وغالبا ما تكون الدورات معقدة ولا تكون العوامل التى تدخل فى تعيين كل خطوة فيهـــا مفهومة على أى معنى فسيولوجى • غير أنه يعرف أن درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة ترجح انتاج الذكور فى الحيوان القشرى كلادوسيرا ، فى حين أن التغذية والازدحام والرطوبة وقلة الضوء تؤثر على التكاثر العذرى فى دبابير الأورام النباتية •

والمن كمجموعة يعرض تكاثرا عذريا دوريا ويمكن اتخاذ تترانيورا دولمى كمثل (هوايت ١٩٥٤) فيكمن البيض المخصب خلال الشتاء وتكون الحورية الأنثى فى الربيع ورما ورقيا فى شجرة الالم الأوروبية ويتحقق داخل هــذا الورم تكوين صورة بالغة غير مجنحة يتبعها انتاج عذرى لحوالى ٤٠ فردا من النسل المجنح • ويطلق على الأم غير المجنحة التى تكون الورم الأم الرئيسية أو « فونداتريس » ويهاجر النسل المجنح وهو عذرى أيضا الى نبات صيفى للغذاء (فى حالة ت • اولمى تكون الحشائش النجيلية هى العائل الصيفى) • وهذه تكون الجيل المهاجر «اميجرانت» وقد تتتابع الأجيال على الحشائش وتعطى أجيال الوفرة « اكزول » • ويشمل آخر جيل منها وهو يتوافق مع اقتراب حلول الطقس البارد ذكورا جنسية مجنحة واناثا عذرية ، وهذه تكون الجيل السابق للجنسى «سكسوبارى» التى تعود الى شجرة الالم عائلها الشتوى حيث تنتج الاناث الجنسية • وهذه هى والذكور المجنحة من الجيل السابق تكونان الجيل الجنسى « سكسوال » • ولهذا فان الذكور والاناث (التى ستتزاوج معها لانتاج البيض الملقح للكمون الشتوى) هما من نتاج جيلين مختلفين •

وسيتولوجيا ، تحتوى الذكــور الجنسية على ١٣ كروموسوما كعــدد جسمى (٢ن) والاناث على ١٤ مما يدل على وجود نظام XX - XO للجنس • وتحتوى الصور العذرية ـ جيل الأمهات الرئيسية والجيل المهاجر وأجيال الوفرة ـ على ١٤ كروموسوما ولا يجــرى بها غير انقسام واحــد للنضج فى البيضة • ويعطى الجيل السابق للجنسى نوعين من الخلايا الأمية للبيضات يجرى بأحدهما انقسام واحد للنضج يعطى بيضة منتجة للاناث بينما يجرى فى النــوع الثانى انقســام واحد محــور الى الحد الذى لا يتزاوج فيه غــير كروموسومى X ويختزلان ليعطيا بيضة XO تنمو الى ذكر • وعملية تكوين الاسبرمات فى الذكور شاذة أيضا • فالانقسام الاختزالى طبيعى فيما عــدا

ما يتعلق بالكروموسوم X الذى يمر ، بعد أن يظل معلقا بين القطبين فى حالة ممتطة دون انقسام ، الى خلية أمية ثانوية آكبر كثيرا من التى لا يصل اليها كروموسوم X · وتنقسم فقط الخلايا الثانوية الأمية الحاملة للكروموسوم X ، وتعطى كل منها اسبرمين حاملين X · وهذه باتحادها مع البيضات المختزلة الحاملة للكروموسوم X ، لا تعطى الا بيضا (مخصبا) ينشأ منه فى الربيع التالى جيل الأمهات الرئيسية ·

وفى أنواع المن الأخرى ، قد تتحور كثيرا دورة الأجيال · فمثلا فى فيللوكزرا كاريبكوليس لا يوجد الا ثلاثة أجيال فى السنة فلا يوجد الجيل المهاجر ولا أجيال الوفرة حيث لا تكون جـزءا من الـدورة ، فتعطى الأم الرئيسية جيلا سابقا للجنسى ولكن هذه قد تكون اما منتجة للذكور واما منتجة للاناث · وهكذا تنفصل أنسال للذكور وأنسال للاناث طبقا للأصل الأبوى لها. ولا يوجد للدبابير السينيبيدية غير جيلين فى السنة · وينتج الجيل الثنائى الجنس بيضا فى الخريف يعطى جميعه عند الفقس اناثا عذرية · وهذه تنتج ذكورا واناثا للجيل الجنسى · ويمكن فرض أن هذه الحشرات لم يتكون فيها النظام المعقد الذى تكون فى المن حيث ان الأنواع الأكثر بداءة لا يـوجد لها غير جيل واحد ثنائى الجنس سنويا ·

الباب الثامن عشر

كلمة ختامية

انه يكون من الغرور ومن الخطأ الجسيم حقا أن ندعى أن الأبواب السالفة قد قامت بأكثر من تقديم الطالب الى العلم العام « السيتولوجيا » ، وبيان العلاقة بين هذا العلم وبين فسيولوجيا ووراثة وتطور الكائنات ، وابراز ميادين الدراسات التجريبية التى تبدو بوجه خاص ذات اتصال وثيق بتفهمنا للخلية على أنها الوحدة الأساسية للتنظيم • وقد بذلت محاولة عند القيام بتنظيم هذه المعلومات فى تحديد وفصل المؤكد من غير المؤكد ، والغرض من المشاهد المحققة ، والعلاقة السببية من الحقيقة غير المتصلة • كما بذلت أيضا محاولة ضمنية أكثر منها صريحة ، لأن تنقل للطالب شيئا من فلسفة السيتولوجيا كعلم وصفى وتجريبى ، وأن نضع له دون املاء ، القواعد الأساسية التى يعتنقها عالم السيتولوجيا •

فعالم السيتولوجيا مثلا لديه ثقة ، بل عقيدة ، فى صحة نظرية الخلية ونظرية تسلسل الخلايا والنظرية الكروموسومية للوراثة ونظرية التطور • وهذه جميعا « نظريات » بالاسم فقط ، فهى الأحجار الأساسية لا لعلم السيتولوجيا وحده ، بل ولعلم البيولوجيا الحديث ذاته • ويدخل فيها ضمنا قاعدتان أساسيتان : الأولى الاستمرار غير العضوى والعضوى ، والثانية عشوائية الهدف بدلا من سبق تحديده • وترغمنا نظرية التطور ، التى تشمل داخل مجالها على نحو ما النظريات الأخرى ، على قبول هاتين القاعدتين كأسس جذرية عاملة • والانسان وحده فى الأزمان الحديثة من تطوره ، هو الذى يملك القدرة على استبدال الفرصة بالاختيار وعلى أن يحدد ويوجه تطوره على نحو مقصود •

فالمشاهدة تلو المشاهدة والتجربة التى يتكرر تاييدها تجعل باحث السيتولوجيا يتمتع بثقة أكبر فى وسائله وفى وجهة نظره أثناء مسايرته

لزملائه العلميين الآخرين ، حيث ان فروضه ونظرياته لا تعنى الا قليلا اذا لم تكن متفقة مع بياناته المسجلة ٠

واذا ما نظرنا الى ما بعد هذه القواعد الأساسية فاننا نشعر بمرارة ادراك جهلنا للأسباب والأغراض التى تتصل بظواهر العالم البيولوجى ٠ فمعلوماتنا ، فى جميع النواحى تقريبا ، منقطعة ٠ كما أن كثيرا من التراكيب والعمليات التى كان يظن ، فى وقت ما ، أنها بسيطة ، قد تبين الآن تعقيدها وأن مظهرها الأولى قد خدعنا ٠ فبفضل استعمال المجهر الالكترونى والطرق الفنية التى ابتدعها باحثو الكيمياء الحيوية والفيزياء الحيوية نرى الآن « الأوعية الفارغة » التى رآها روبرت هوك خلال أعين جديدة ، وأصبح ما نراه داخلها من تراكيب بنائية دقيقة وتنظيم موضعى لمشتملاتها يتطلب بشدة تفسيرا متكاملا يتمشى مع اكتشافات باحث فسيولوجيا الخلية التى تتساوى فى الأهمية ٠

وفى تقدمة هذا الكتاب ، أثير عدد من الأسئلة ٠ وقد بذلت محاولة للاجابة عنها خلال المتن ٠ وتتصل هذه الأسئلة ، بصفة خاصة ، بتراكيب الكروموسومات والنواة البنائية ووظيفتها وسلوكها وتطورها ٠ وقد بدا أن هذه الأسئلة مشروعة ، حيث ان التوارث ، كما نعرفه ، يتركز بدرجة كبيرة فى هذه الأجسام ٠ ونستطيع الآن أن نمد نطاق هذا التعميم وأن نقرر فى أمان ، أن المفتاح اللازم لحل المشاكل الأساسية فى السيتولوجيا يقع فى العلاقات بين ثلاثة أنواع من الجزيئات الكبيرة وهى DNA و RNA والبروتينات ٠ ولذلك فاننا قد نتحدث عن الأساس الكيميائى للوراثة والتطور حيث انه فى حدود هذا الأطار من الفكر يجرى البحث عن اجابات للأسئلة الخاصة بطبيعة عمليات التخليق البيولوجية المعينة ، وبطبيعة الجين وعمله ، وبالتركيب البنائى لليوكروماتين والهتروكروماتين ونشاطهما ، وبمعدلات الطفور اتجاهاته ، وبتكوين الاتحادات الجديدة للجينات ٠ ولقد برهنت البكتريا والفيروسات على أنها مواد على غاية الأهمية للدراسة فى البحث عن اجابات لهذه الأسئلة ٠ فهى تبدو أكثر بساطة من الكائنات الراقية فى التركيب البنائى والوظيفة ٠ كما أنها أكثر طواعية للدراسات الفيزيائية والكيميائية ٠ وقد اكتشفنا أيضا أن لها طرقا جديدة للوراثة كان وجودها فى العالم العضوى مجهولا من قبل ، وأنه وان كان من الصعب فهم وتقييم هذه الطرق الجديدة فى الوراثة فان معرفتها تسهم فى تفهمنا للكائنات التقليدية الأخرى ٠

وتصادفنا نفس المشاكل عند محاولة حل القواعد التى يتبعها التطور ، الا أن عنصر المنافسة يعترضنا هنا بنشاطه ، وحيثما يتعلق الأمر بالبقاء نجد نظاما وراثيا يتنافس مع آخر • وكما أوضح هوايت (١٩٥٤) ، يجب أن تأخذ دراسات التطور المقارن أمورا كثيرة فى الاعتبار ، وهى طرق التكاثر ، وديناميكيات العشائر ، والدورات الكروموسومية كما ترى أثناء الانقسام الميوزى ، ومعدلات الاتحادات الجديدة ، ودرجات وأنواع تعدد المظهر الكروموسومى والوراثى • وكأن كل نوع من الأنواع يسير خلال الزمن ، وهذه العوامل تحدد فرصته فى البقاء ومقدرته على التغير ، وقيمته كمركز بؤرى لتطور آخر يتشعع منه •

وندرك أن معلوماتنا عن تركيب ووظيفة الخلية وعن دور الخلية المتشابك فى النمو والتكوين وفى التوارث والتباين أكثر كثيرا مما كانت عليه فى أى وقت ، ولكنا ما زلنا نواجه كثيرا من الغموض وعدم التأكد • وقد ذكرناها خلال المتن ولكن يجب ألا تكون داعية للقلق • فكما أوضح ويلسون (١٩٢٥) بكل جلاء أن نظرية التطور قد انبثقت أصلا نتيجة لدراسة التاريخ الطبيعى وأخذت الشكل المحدد لها قبل معرفة التركيب البنائى للكائنات الحية بوقت طويل ، وعلى الرغم من أن التقاءها مع السيتولوجيا وعلم الوراثة حديث نسبيا، الا أنه يمكن ، الى درجة كبيرة وصف « الطابع العام للتطور » عن طريق الوراثة الحبيبية والانتخاب الطبيعى (هوايت ١٩٥٤) •

ويمكن أن نقول نفس الشىء عن السيتولوجيا ، فقد انبثق كعلم بسبب فضول لم يثره الاهتمام بالتركيب البنائى للكائنات الحية ولأن اكتشاف المجهر أتاح دراسة التراكيب ذات الأبعاد الصغيرة • واتصل أولا مع علم التشريح وعلم الأنسجة وعلم الأجنة وبعد ذلك بعلم الوراثة • وفى المستقبل القريب لابد أن يمكننا اتحاده الحديث بعلم الفيزياء وعلم الكيمياء ، من أن ننظر الى « الطابع العام للخلية » على نحو أكثر دقة وتفصيلا •

كشاف تحليلى

ــ ب ــ

ـ ت ـ

- ح -

ـ ذ ـ

ــ ز ــ

ـ ش ـ

- ص -

- ط -

- غ -

- ف -

ـ ل ـ

- م -

ـ ن ـ

ـ و ـ

نشر هـذا الكتـاب بالاشـتراك

مـع

مؤسسة فرانكلين للطباعة والنشر

القاهـرة ـ نيويورك

فـبراير سـنة ١٩٦٦

